

Hugo Ricardo Secioso Santos

**MONOFILETISMO DE ERYTHRINIDAE (TELEOSTEI, CHARACIFORMES):
DISCUSSÃO DAS SINAPOMORFIAS E OUTROS CARACTERES
DIAGNÓSTICOS**

Banca examinadora:

Prof. Paulo Andreas Buckup
(Presidente da Banca)

Prof. Wilson José Eduardo Moreira da Costa

Prof. Érica Maria Pellegrini Caramaschi

Prof. Gustavo Wilson Alves Nunan

Rio de Janeiro, 22 de Agosto de 1997.

Tese realizada no Setor de Ictiologia do Departamento de Vertebrados do MNRJ/UFRJ, e nos laboratórios de Ictiologia do DBAV/UERJ.

Orientador: Dr. Rubens da Silva Santos (DBAV / UERJ) (*in memorian*)

Co-orientador: Dr. Sergio Alex Kugland de Azevedo (MUSEU NACIONAL / UFRJ)

FICHA CATALOGRÁFICA

Secioso-Santos, Hugo Ricardo

**MONOFLETISMO DE ERYTHRINIDAE (TELEOSTEI, CHARACIFORMES):
DISCUSSÃO DAS SINAPOMORFIAS E OUTROS CARACTERES
DIAGNÓSTICOS** / Tese. Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional, 1997.

ix, 147p.

Tese de Mestrado em Ciências Biológicas (Zoologia)

1. Erythrinidae 2. Monofiletismo 3. Diagnose

I. Universidade Federal do Rio de Janeiro - Museu Nacional.

II. Teses

Com carinho, à Christianne Bandeira de Melo.

- AGRADECIMENTOS

Expresso meus agradecimentos:

Aos meus orientadores Dr. Rubens da Silva Santos e Dr. Sergio Alex Kugland de Azevedo.

Ao Smithsonian Tropical Research Institute (Panamá) na pessoa da Dra. Heidi Banford, pelo envio de exemplares de *Lebiasina* e *Ctenolucius*; ao National Museum of Natural History (USNM) - Smithsonian Institution, na pessoa do Dr. Richard P. Vari, pelo envio de exemplares de *Hepsetus*; ao Museu de Zoologia - UNNELLEZ (Venezuela) na pessoa do Dr. Donald C. Taphorn pelo envio de exemplares de *Lebiasina*; ao J. L. B. Smith Institute of Ichthyology (África do Sul), na pessoa dos Doutores Paul H. Skelton e Leslie Ter Morshuizen, pelo fornecimento de diversos representantes de ostariofisários africanos; ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) na pessoa do Dr. Heraldo Antônio Britski, pela atenção e permissão para diafanização de exemplares de *Crenuchus spilurus* pertencentes à coleção do MZUSP; à Osvaldo Takeshi Oyakawa (MZUSP) pela atenção e pelas contribuições tão importantes para o desenvolvimento deste trabalho; ao Laboratório de Ecologia de Peixes do IB/UFRJ, na pessoa da Dr.^a Érica Maria Pellegrini Caramaschi, pela atenção e fornecimento de espécimes para estudo; ao Setor de Ictiologia do Museu Nacional/UFRJ, na pessoa do Dr. Gustavo Wilson Alves Nunan, pelas sugestões, e do Biólogo Décio Ferreira de Moraes Júnior, por todo o apoio durante a execução desta tese.

Ao Departamento de Biologia Animal e Vegetal - Universidade do Estado do Rio de Janeiro - UERJ, na pessoa dos professores Ulisses Leite Gomes e

Francisco José de Figueiredo, pela leitura crítica do manuscrito, pelas sugestões e apoio no desenvolvimento desta tese e também de minha carreira científica.

À Professora Valéria Gallo da Silva (DBAV/UERJ), pelas valiosas discussões e sugestões e também pela leitura crítica do manuscrito. Aos Doutores Timothy Peter Moulton e Paulo Marques Machado Brito (DBAV/UERJ) pela revisão do manuscrito;

À Luis Felipe Lobato da Fonseca (DBAV / UERJ) e Pierluigi Tosatto (DNPM), pela execução das fotografias e o incentivo;

Ao Laboratório de Farmacodinâmica da FIOCRUZ, na pessoa do Dr. Marco Aurélio Martins e Ana Lúcia de Aguiar Pires, pelo auxílio na elaboração das estampas e slides, e especialmente à Christianne Bandeira de Melo, pelo companheirismo e apoio (logístico, científico e pessoal), que tanto contribuiu para o meu crescimento nessa etapa de formação científica.

Aos Biólogos Gerson Torres Café Filho; André Suppa Tomás Pereira, Margareth Resende Fernandes e equipe do laboratório de Ictiologia e da do MNRJ/UFRJ pelo apoio na elaboração deste trabalho. À secretaria de Pós-Graduação do MNRJ/UFRJ, nas pessoas de Anete Luz Costa e Waldyr Azevedo, pela atenção durante todo o curso de mestrado.

Gostaria de agradecer especialmente ao Dr. Paulo Andreas Buckup (Setor de Ictiologia, MNRJ/UFRJ), não só pela leitura crítica do manuscrito, mas também pelo apoio, incentivo e atenção dispensada durante todo o processo de elaboração desta tese.

À Coordenação de Pós-Graduação de Zoologia do Museu Nacional / UFRJ, pelo auxílio prestado, e ao CNPq, pela bolsa de estudo.

- RESUMO

Os Erythrinidae são um grupo de peixes Neotropicais com ampla distribuição na maioria das bacias hidrográficas da América do Sul e Central. Por suas características peculiares, os representantes dessa família foram muitas vezes utilizados como modelo em estudos envolvendo diferentes áreas da ictiologia. Entretanto, este grupo só foi propriamente reconhecido como uma unidade natural (grupo monofilético *sensu* Hennig, 1966) no início desta década. Aproximadamente 50 caracteres (ou estados de caracteres) previamente propostos na bibliografia como “diagnósticos” (em um senso fenético) ou sinapomórficos dos Erythrinidae foram revistos no presente trabalho. Destes, apenas nove foram considerados válidos na delimitação dos Erythrinidae como um grupo natural, em um senso filogenético. Mais oito estados de caracteres derivados exclusivos dos Erythrinidae foram encontrados, somando 17 sinapomorfias para o grupo. Quatro estados de caracteres previamente propostos como ambíguos foram confirmados, e mais dois foram propostos. Ao final do trabalho apresenta-se uma diagnose revista da família Erythrinidae.

- ABSTRACT

The Erythrinidae are a group of Neotropical fishes with a wide distribution in most of South and Central American river drainages. Due to their own peculiar features, its members were several times used as models in studies regarding different areas of the ichthyology. However, this group was only properly recognized as a natural unit (monophyletic group *sensu* Hennig, 1966) in the early nineties. Approximately 50 characters (or characters states) previously hypothesized as "diagnostic" (in a phenetic sense) or synapomorphic for the Erythrinidae were revised during this work. Among these, only nine were considered valid in delimiting the Erythrinidae as a natural group, in a phylogenetic sense. Eight further derivative exclusive characters states of the Erythrinidae were surveyed, making a total of 17 synapomorphy for this group. Four characters states previously hypothesized as ambiguous were corroborated, and two more were proposed. This work concludes with a revised diagnosis of the Erythrinidae family.

- Key words: Characiformes; Erythrinidae; Monophyly; Diagnosis.

SUMÁRIO

- AGRADECIMENTOS.....	vi
- RESUMO.....	viii
- ABSTRACT.....	ix
- SUMÁRIO.....	x
1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1) O gênero <i>Hoplias</i>	2
1.2) Os gêneros <i>Erythrinus</i> e <i>Hoplerythrinus</i>	3
1.3) Os Erythrinidae como modelo em estudos dos Teleostei.....	5
1.4) Histórico da taxonomia da família Erythrinidae.....	8
1.5) Objetivo.....	20
2. METODOLOGIA.....	21
2.1) Análise de dados.....	21
2.2) Seleção de táxons e delimitação dos grupos considerados.....	23
2.3) Técnicas de preparação e de exame de material.....	27
2.4) Confeção das figuras.....	30
2.5) Terminologia anatômica, descritiva e nomenclatural.....	31
3. MATERIAL.....	33
4. RESULTADOS.....	46
4.1) Evidências do monofiletismo dos Erythrinidae.....	47
4.2) Caracteres ambíguos.....	82
4.3) Não-evidências do monofiletismo dos Erythrinidae.....	87
4.3.1) Caracteres plesiomórficos.....	87
4.3.2) Caracteres não-aplicáveis.....	91
4.3.3) Caracteres equivocadamente propostos.....	92
4.3.4) Miscelânea.....	93
5. DISCUSSÃO.....	96
6. CONCLUSÃO.....	100
7. FIGURAS.....	102
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	137

1. INTRODUÇÃO

Os membros da família Erythrinidae, vulgarmente conhecidos no Brasil como jejus e traíras, têm uma ampla distribuição nas bacias hidrográficas das Américas do Sul e Central (ocorrendo de Costa Rica até a Argentina). Com grande capacidade de dispersão, resistência a águas com baixíssima concentração de oxigênio e alta temperatura (Géry, 1977:99; Caramaschi, 1979:2; Santos *et al.*, 1984:25), os eritrínídeos tiveram sucesso na conquista de ambientes lênticos e lóticos. Segundo Caramaschi (1979:4), as traíras ocupam o ápice da pirâmide trófica em seu habitat, possivelmente influenciando na densidade de outras populações.

As traíras são apreciadas para pesca de subsistência, pelo porte que atingem (algumas espécies de *Hoplias* chegam a mais de um metro de comprimento) e por sua carne, que perfaz 58% de aproveitamento útil para o consumo humano no peso total do peixe (Godoy, 1970:459). Algumas fazendas de piscicultura comercial já se dedicam à criação de trairões visando ao abastecimento interno e também à exportação de sua carne.

Pertencentes à ordem Characiformes, atualmente os Erythrinidae são representados por três gêneros (Nelson, 1994:147): *Hoplias* Gill, 1903; *Hoplerythrinus* Gill, 1895 (monotípico) e *Erythrinus* Scopoli, 1777¹ (monotípico).

¹ O nome de gênero *Erythrinus* Gronow, 1763, apesar de ser citado como válido por alguns autores (Cuvier, 1834:446; Gill, 1858:412; Günther, 1864:283; Jordan, 1923:134; Eigenman & Allen, 1942:282; Hoedeman, 1950:80 e 89; Géry *et al.*, 1987:365) não é disponível, constando do "Official Index of Rejected and Invalid Works in Zoology" (conforme Eschmeyer, 1990:142).

1.1) O gênero *Hoplias*

Os representantes do gênero *Hoplias* (traíras e trairões; figura 1-a) alcançam as maiores proporções corporais da família: *H. lacerdae* e *H. macrophthalmus* chegam a ultrapassar 1 metro de comprimento total (Miranda-Ribeiro, 1908; Géry, 1977:102; Taphorn, 1992:448). Os representantes de *H. microlepis* talvez alcancem as menores proporções corporais do gênero, sendo registrados exemplares com, no máximo, 40 centímetros de comprimento total (Bussing, 1987:93).

Sua dieta é composta preferencialmente de peixes (Azevedo & Gomes, 1943:15; Knöppel, 1970:272; Paiva, 1972:23; Saul, 1975:112; Caramaschi, 1979:60; Menin & Mimura, 1991:240; Taphorn, 1992:452), que são capturados de surpresa pelo predador quase imóvel e camuflado, utilizando a estratégia da emboscada (Taphorn, 1992:452).

As traíras são citadas em alguns trabalhos como sendo “non air breathing fishes” ou “water-breathers fishes” (Graham *et al.*, 1978; Hulbert *et al.*, 1978), por se limitarem a extrair o oxigênio dissolvido na água, e nunca diretamente do ar atmosférico (como fazem os jejus). Apesar disso, esses peixes são resistentes ao baixo teor de oxigênio dissolvido em águas quentes e estagnadas graças a especializações do tecido sanguíneo e cárdio-vascular, dos filamentos branquiais e comportamentais (Driedzick *et al.*, 1978; Hochachka *et al.*, 1978; Johansen *et al.*, 1978; Rantin & Johansen, 1984; Fernandes & Rantin, 1985; Kalini *et al.*, 1991; Rantin *et al.*, 1992; Rantin *et al.*, 1993; Fernandes *et al.*, 1994; Moraes *et al.*, 1996).

As espécies nominais de *Hoplias* mais frequentemente citadas na bibliografia especializada (Eigenmann & Eigenmann, 1889:101; Fowler, 1975:298-299; Géry, 1977:102) são *H. macrophthalmus* (Pellegrin, 1907), que ocorre no Brasil, Suriname e nas Guianas, onde recebe o nome vulgar de “aimara” (Géry, 1977:102); *H. microlepis* (Günther, 1864), encontrada no Equador, Guatemala, Panamá e Costa Rica, recebendo o nome vulgar de “juanchiche” (Fowler, 1975:298); *H. lacerdae* Miranda-Ribeiro, 1908; cujos representantes são vulgarmente conhecidos como “trairões”, sendo registrados na região amazônica, nas regiões leste, central e sul do Brasil e no Uruguai; e finalmente, *H. malabaricus* (Bloch, 1794), com ampla distribuição em quase todas as bacias hidrográficas da América do Sul e Central, sendo conhecida vulgarmente como “traíra”.

Oyakawa (1990) dividiu o gênero *Hoplias* em dois grupos: o “grupo *malabaricus*”, que inclui as espécies *H. malabaricus* e *H. microlepis*; e o “grupo *lacerdae*”, representado por *H. lacerdae*, *H. brasiliensis* (revalidado de Spix & Agassiz, 1829), e mais nove espécies não descritas. Oyakawa (*op.cit.*) sugeriu também que *H. macrophthalmus* (a princípio pertencente ao “grupo *lacerdae*”) possa formar um outro grupo dentro de *Hoplias*, distinto dos grupos *malabaricus* e *lacerdae*.

1.2) Os gêneros *Erythrinus* e *Hoplerythrinus*

Conhecidos vulgarmente como “morobás” ou “jejus” (figura 1-b e 1-c), os representantes dos gêneros monotípicos *Erythrinus* e *Hoplerythrinus* apresentam as proporções corporais mais modestas da família: *Erythrinus erythrinus* alcança

cerca de 30 cm de comprimento, enquanto *Hoplerythrinus unitaeniatus* atinge 25 cm (Santos *et al.*, 1984:26). Os jejus alimentam-se preferencialmente de peixes, mas a sua dieta também é rica em artrópodos (Knöppel, 1970:272; Saul, 1975:111).

Os representantes de *Erythrinus* e *Hoplerythrinus* são capazes de utilizar o ar atmosférico como forma alternativa de obtenção de oxigênio para a respiração, sendo algumas vezes citados como “air breathing fishes” ou “facultative air breathers” (Graham *et al.*, 1978; Hulbert *et al.*, 1978). A estratégia de engolfamento do ar atmosférico pelos jejús é feita de forma singular dentre os demais vertebrados aquáticos também tratados como “air breathers” (Farrel *et al.*, 1978; Kramer, 1978), envolvendo especializações anatômicas, fisiológicas, comportamentais e da bexiga natatória (Johansen *et al.*, 1978; Rantin *et al.*, 1993; Fernandes *et al.*, 1994). Esta capacidade de respiração aérea parece ser tão eficiente que permite que o peixe se aventure a atravessar pequenas extensões de terra firme em busca de poças ou lagos que ofereçam melhores condições à sua vida (Magalhães, 1931:142; Wilmer, 1934:283; Géry, 1977:99; Santos *et al.*, 1984:25; Nelson, 1994:147). Segundo Eigenman & Allen (1942:283), esses representantes de Erythrinidae mantêm o opérculo fechado durante suas “caminhadas”, guardando um pouco de água para umedecer as brânquias. Magalhães (1931:142) relata caminhadas terrestres de morobás no interior brasileiro, ocasião em que estes peixes recebem o nome vulgar de “peixes do mato”.

Hoplerythrinus unitaeniatus (Spix & Agassiz, 1829) ocorre em grande parte da América Latina: Brasil (exceto região sul), Colômbia, Peru, Venezuela, Paraguai, Bolívia, Guianas e Suriname. *Erythrinus erythrinus* (Bloch & Schneider,

1801) tem ocorrência registrada nos rios da bacia amazônica e do leste brasileiro, até o Rio de Janeiro (Eigenmann & Eigenmann, 1889:107-108), e também na Bolívia, Peru, Venezuela, Guianas e Suriname.

1.3) Os Erythrinidae como modelo em estudos dos Teleostei

Em função de sua anatomia peculiar, os representantes da família Erythrinidae sempre despertaram a atenção de diversos pesquisadores, sendo frequentemente utilizados como um parâmetro para comparações anatômicas e evolutivas com as demais famílias de Characiformes, e até mesmo com outros grupos de Teleostei.

Como exemplo destes estudos, Sagemehl (1885:117) considerou o crânio dos Erythrinidae “muito primitivo”, relacionando esta família com *Amia* (Halecomorphi). Da mesma forma, Gregory (1933:182-184) afirmou que *Erythrinus* (na verdade referindo-se a *Hoplerythrinus*), da “primitiva família Erythrininae”, possui o crânio menos especializado de toda a ordem, e que “os representantes do estoque ancestral dos caracídeos devem ter sido muito semelhantes a *Erythrinus*”. Posteriormente, em colaboração com Conrad (Gregory & Conrad, 1938:343) o autor mudou de opinião quanto à suposta aparência “primitiva” de Erythrininae, que seria “apenas secundária”.

Weitzman (1964:154) fez algumas comparações anatômicas entre Erythrininae e *Amia*, propondo também que “os Erythrininae parecem ser osteologicamente mais primitivos que *Hepsetus*”, e que sua estrutura básica é mais remota que a apresentada pelo então chamado “grupo-central dos caracídeos” do que qualquer outro caracídeo atualmente conhecido. Segundo

Weitzman (*op.cit.*:155), há razões para acreditar que “ao menos em certas características, os Erythrininae são os mais arcaicos dos caracídeos vivos. Em outros aspectos, entretanto, eles são possivelmente bastante especializados”.

Roberts (1969:397) fez comparações entre *Hoplias*, *Hepsetus*, *Ctenolucius*, *Acestrorhynchus* e *Salminus*, por acreditar que “estes gêneros podem fornecer informações mais valiosas para o entendimento dos grandes problemas da filogenia dos Characoidei do que quaisquer outros”, e que “Erythrinidae é uma família pequena e filogeneticamente isolada, a qual tem sido considerada primitiva por vários autores”. Ainda segundo Roberts (*op.cit.*:442), “os Erythrinidae são um pequeno grupo de peixes proximamente relacionados, os quais parecem primitivos em certos aspectos e altamente especializados em outros (...) Os Erythrinidae são aparentemente muito especializados para terem dado origem a qualquer outro grupo de caracídeos existentes”. Em discordância com este postulado, Godoy (1970:447) fez um estudo osteológico de *Hoplias malabaricus*, ressaltando que “provavelmente, a origem da família Characidae pode ser procurada em formas parecidas com espécies dos gêneros *Hoplias* e *Erythrinus*”. Em contrapartida, Gosline (1973:762) considerou os Erythrinidae como sendo “peixes de forma arcaica, mas não ancestral em seu grupo”.

O uso do termo “arcaico” definindo os representantes de Erythrinidae foi novamente empregado por Géry (1977:99), com a afirmação de que “eles são provavelmente os mais arcaicos em muitos aspectos (apesar de especializados para predação) (...) Considerando a sua anatomia, particularmente os ossos da cabeça, certos especialistas acreditam que eles são excepcionais dentre os caracídeos”. Géry (*op.cit.*:102) mencionou também que *Hoplias* é um dos caracídeos mais frequentemente citados em toda a bibliografia ictiológica.

Buckup (1991:207) incluiu o gênero *Hoplias* como representante da família Erythrinidae em seu estudo das inter-relações filogenéticas dos Characiformes, por considerar que “sua morfologia peculiar tem gerado considerável interesse em investigações prévias da filogenia dos Characiformes”.

Além desses estudos de anatomia básica e discussões sobre as inter-relações anatômico-evolutivas dos Erythrinidae com outros grupos de peixes, destacam-se alguns trabalhos envolvendo também discussões sobre fisiologia, biomecânica, morfologia funcional e etologia de teleósteos, baseadas nos representantes dessa família: Carter & Beadle (1930), em seus estudos sobre adaptações respiratórias em peixes de água doce neotropicais, utilizaram *Erythrinus unitaeniatus* (= *Hoplerythrinus unitaeniatus*) como modelo de peixe capaz de realizar “respiração aérea”. Graham *et al.* (1978) fizeram comparações fisiológicas, comportamentais e anatômicas relacionadas com a respiração aérea entre os Erythrinidae (utilizando as espécies *Hoplias microlepis*, *Hoplerythrinus unitaeniatus* e *Erythrinus erythrinus*) e os Lebiasinidae (*Piabucina festae* e *Piabucina panamensis*), como modelo para o estudo da evolução da respiração aérea em caracídeos. Seguindo essa mesma linha de pesquisa, Farrel & Randall (1978) compararam os mecanismos de respiração aérea nos teleósteos *Arapaima gigas* e *Hoplerythrinus unitaeniatus*.

Alexander (1964) selecionou oito espécies de “Characinoidei” que considerou adequadas para discussões sobre as “adaptações cranianas e dos músculos cranianos dos peixes caracínóides sul-americanos”. *Hoplias malabaricus* foi uma das espécies selecionadas e discutidas.

Lauder (1979) utilizou os gêneros *Hoplias* e *Salmo* como modelos de “teleósteos primitivos” para estudos comparativos dos mecanismos de

alimentação entre Teleostei e a “Halecomorphi” *Amia calva*, com referência à posição filogenética, diferenças morfológicas e evolução convergente dos representantes destes grupos. Continuando essa linha de pesquisa, Lauder (1981) comparou os mecanismos de alimentação de *Hoplias*, *Lebiasina* e *Chalceus*, com objetivo de determinar se a variabilidade dos padrões de alimentação em caracóides é comparável à encontrada em “teleósteos avançados”.

1.4) Histórico da taxonomia da família Erythrinidae

A seguir é apresentado um histórico das principais obras envolvendo o estudo da taxonomia dos Erythrinidae, incluindo as diagnoses e discussões sobre as inter-relações evolutivas deste grupo com os demais Teleostei. Os trabalhos são listados em ordem cronológica e em sinopse, devido ao grande número de obras a serem citadas.

-Cuvier (1817:283) foi o primeiro a utilizar o termo “Erythrins” para agrupar as espécies *Esox malabaricus* (=Hoplias), *Synodus tareira* (=Hoplias), *Synodus palustris* (=Hoplias), *Synodus erythrinus* (=Erythrinus) e *Erythrinus taeniatus* (error pro *E. unitaeniatus* = *Hoplerythrinus*);

-Latreille (1825:12-13 e 120-121) situou os “érythrins” na família dos “Clupéides”. Juntamente com “polyptère” (=Cladistia), “l’épisostée” (=Ginglymodi), “amie” (=Halecomorphi) e “vastre” (=Arapaimidae), os “érythrins” constituiriam a “tribus des les armiceps”.

Ainda segundo Latreille, os “Characins” (“eurimate” [= curimate ?], “anostome”, “tétragonoptere”, “chalceus”, “piabuque”, “serrasalme”, “mylete” e “hydrocin”) pertenceriam a uma família distinta dos “érythrins”: a família dos “Salmonides” ou “Salmones”;

-Spix & Agassiz (1829:29) seguiram Latreille (1825), situando os “érythrins” na família dos “Clupeoidei”;

-Cuvier (1834:434 e 446) incluiu o gênero *Erythrinus* na família “Clupea”;

-Bonaparte (1838:132) estabeleceu o nome Erythrinichthini como subfamília dos “érythrins”, corrigindo este nome para “Erythrichtiini”, em 1846:5, e para “Erythrichthyini”, em 1850:454;

-Swainson (1839:184) incluiu os “érythrins” no grupo “Cyprinae”;

-Cuvier & Valenciennes (1846:480) criaram a “famille des Erythroïdes” para os gêneros *Erythrinus* (= *Erythrinus* e *Hoplerythrinus*), *Macrodon* (= *Hoplias*), *Lebiasina* e *Pyrrhulina*. Estes autores diagnosticaram este grupo pelos seguintes caracteres: “bexiga natatória dupla, em certos casos celular; dentes nas maxilas” e no palato; face coberta por um grande “subopérculo” (=opérculo), abdômen arredondado; ausência de *caeca pilorica*”;

-Richardson (1856:250) estabeleceu o nome Erythrinidae para os “Erythroïdes” de Cuvier & Valenciennes;

-Gill (1858:410-413) utilizou o nome Erythrinidae de Richardson (1856) com “status” de família para abrigar os “Erythroïdes” de Cuvier & Valenciennes (1846), estabelecendo a subfamília Erythrininae para os gêneros *Erythrinus* (neste caso referindo-se somente a *Hoplerythrinus*) e *Macrodon* (=Hoplías);

-Bleeker (1859:31) incluiu em “Erythrinoidei” (como família) os grupos Hyodontidae, Stevardiidae, Erythrinidae e Umbridae; e em Erythriniformes (como subfamília) os gêneros *Erythrinus* (=Hoplerythrinus e *Erythrinus*), *Macrodon* (=Hoplías) e *Lebiasina*;

-Günther (1864:278-281) incluiu *Macrodon* (=Hoplías), *Erythrinus* (=Hoplerythrinus e *Erythrinus*), *Lebiasina*, *Pyrrhulina* e *Corynopoma* na família “Characinidae” (=Characidae), grupo “Erythrinina”;

-Fitzinger (1873:36 e 37) estabeleceu a família “Erythrini” para *Erythrinus*, *Umbra* e *Macrodon* (=Hoplías), incluída por ele na ordem “Bauchflosser (Gastropteri)”;

-Günther (1880:606) incluiu o gênero *Nannostomus* no grupo dos “Erythrinina”, família “Characinidae” (=Characidae);

-Sagemehl (1885:117) sugeriu uma origem comum para os “Characiniden” (=Characidae) e *Amia*, baseado na semelhança dos crânios dos representantes do grupo dos “Erythrininen” e *Amia*. O autor também observou uma grande similaridade entre os crânios de “Erythrininen” e *Sarcodaces* (=Hepsetus);

-Eigenmann & Eigenmann (1889:100 e 113), em sua “Revisão dos Erythrininae”, consideraram este grupo (contendo os gêneros *Macrodon* [=Hoplías], *Erythrinus* [=Hoplerythrinus e *Erythrinus*], *Pyrrhulina*, *Lebiasina* e *Stevardia* [=Corynopoma]) uma subfamília de “Characinidae” (=Characidae). Estes autores sugeriram também que essa subfamília seja “proximamente relacionada a Anostomatinae”, apresentando a seguinte diagnose para Erythrininae: “Nadadeira adiposa ausente. Abertura opercular ampla, com as membranas branquiais ligeiramente unidas, livres do istmo. Narinas aproximadas. Dentes bem desenvolvidos, ao menos nas maxilas; dentes faríngeanos viliformes. Face coberta pelos ossos sub-orbitais. Caixa craniana totalmente fechada dorsalmente. Corpo alongado, delgado e fusiforme ou sub-fusiforme. Dorso não muito arqueado, abdômen arredondado. Dorsal curta, com 8 a 15 raios. Intestino curto; carnívoro”.

-Gill (1895:205-207), em seu trabalho sobre “Os caracteres diferenciais dos peixes caracínóides e eritrínóides”, alterou o proposto por Eigenmann & Eigenmann (1889), situando *Lebiasina* na subfamília Lebiasininae, *Pyrrhulina* na subfamília Pyrrhulininae e *Stevardia* (=Corynopoma) na subfamília Stevardiinae. Na subfamília Erithrininae permaneceram apenas os gêneros *Macrodon* (=Hoplías) e *Erythrinus* (neste caso apenas *Hoplerythrinus unitaeniatus*, apesar de Gill criar o gênero *Hoplerythrinus* neste trabalho e diferenciá-lo de *Erythrinus*). Baseando-se principalmente na morfologia da “parte posterior do crânio” desses peixes, Gill reconheceu os Erythrinidae como uma família distinta de “Characinidae” (=Characidae), apresentando a seguinte diagnose para o grupo: “Heterognatos com a parte superior do crânio mais ou menos truncada

posteriormente, com o supra-occipital confinado à superfície posterior do crânio e carenado por uma crista vertical rudimentar ou obsoleta”.

-Rowntree (1903:47-79) examinou a anatomia visceral de “Characinidae” (incluindo o gênero *Hoplias* nesse grupo), e refutou a hipótese de Sagemehl (1885) de um ancestral “amióide” para os “Erythrinine”. Por outro lado, este autor evidenciou a extrema semelhança entre os “Erythrinine” e *Sarcodaces* (=Hepsetus), não só nos caracteres cranianos observados por Sagemehl (*op.cit.*), mas também em certos caracteres viscerais;

-Regan (1911:16) situou os gêneros *Erythrinus*, *Hoplerythrinus* e *Hoplias* na família Characidae (ordem Cypriniformes; subfamília Erythrininae), deixando *Lebiasina* e *Piabucina* em Lebiasininae;

-Eigenmann (1912:258 e 412) seguiu Regan (1911), considerando Erythrininae uma subfamília de Characidae. Eigenmann apresentou também uma chave de identificação para os gêneros de Erythrininae (*Hoplias*, *Erythrinus* e *Hoplerythrinus*);

-Jordan (1923:134) situou *Erythrinus*, *Hoplerythrinus* e *Hoplias* na família “Characinidae” (=Characidae) separada de Gasteropelecidae, Xiphostomidae (=Ctenoluciidae, em parte), Anostomidae, Hemiodontidae e Citharinidae;

-Gregory (1933:182) propôs que as semelhanças entre Erythrininae e *Amia* apontadas por Sagemehl (1885:117) sejam “ao menos em parte” apenas

convergências, e que “talvez a maior objeção à idéia de Sagemehl de uma relação próxima entre os caracídeos primitivos e *Amia* esteja na ausência do aparelho de Weber nesta última”;

-Gregory & Conrad (1938:324,343-344) consideraram *Lebiasina* e *Piabucina* (Lebiasininae de Regan (1911)) como pertencentes à Erythrininae, uma subfamília de “Characinidae” (=Characidae). Estes autores afirmaram que *Sarcodaces* (=Hepsetus) e seus táxons relacionados (Sarcodacinae (=Hepsetidae) + Acestrorhamphinae + Cynodontinae + Xiphostomatidae (=Boulengerella)) seriam o único elo de ligação dos Erythrininae aos “Characinidae”. Ainda neste trabalho, fizeram comparações entre os crânios de *Luciocharax* (=Ctenolucius), *Sarcodaces* (=Hepsetus) e *Hoplias* (pág. 343-345); e também entre *Erythrinus unitaeniatus* (=Hoplerythrinus unitaeniatus) e *Piabucina* (pág. 343, 344, 346), evidenciando as grandes semelhanças existentes entre esses peixes. Estes autores concluíram que “os Erythrininae podem facilmente ter derivado de um “cheirodont” próximo do nível “*Alestes-Hydrocyon*” (=Hydrocynus) ou de um ancestral imediato de Sarcodacinae” (pág. 344).

Gregory & Conrad (*op. cit.*:324) caracterizaram os Erythrininae como “Relativos à *Sarcodaces* (=Hepsetus) e semelhantes à *Amia*, com cabeça mais ou menos larga e arredondada. Fossa do “hypocoracoid” divergindo de forma aguda, lâmina média do coracóide curta (em *Lebiasina*) a ausente; linha lateral reta (ausente em *Lebiasina*). Dentes no palatino”.

-Fowler (1945:173-174) reconheceu a família Erythrinidae, considerando apenas os gêneros *Erythrinus*, *Hoplerythrinus* e *Hoplias* como representantes desse grupo;

-Hoedemann (1950:83) apresentou uma diagnose para a tribo Erythrinini (compreendendo os gêneros *Hoplias*, *Erythrinus*, *Hoplerythrinus* e *Pseuderythrinus*), agrupando as tribos Erythrinini e Lebiasini (esta última contendo os gêneros *Chalceus*, *Plethodectes* (= *Chalceus erythrurus*), *Piabucina* e *Lebiasina*) na subfamília Erythrinae. Os caracteres diagnósticos apresentados foram: "Caracídeos com configuração amióide, e muitos caracteres amióides; o abdômen é arredondado ou achatado, nunca quilhado; cabeça mais ou menos larga e arredondada; olhos situados bem anteriormente na cabeça. O crânio é armado por grandes placas ósseas, fortemente constituído como em *Hepsetus*, cujo crânio, entretanto, é de forma triangular em vista dorsal. O grande "desmoesfenótico" (= sexto infra-orbital), a ausência de uma fontanela frontal (que está totalmente fechada), a posição do lacrimal (= primeiro infra-orbital) e dos ossos "pré-frontais" indicam a relação estreita com a tribo Lebiasinini. Não há dentes nas margens dos lábios; as membranas branquiais se estendem bem para frente, sendo livres do istmo; as aberturas branquiais são amplas. Dentes cônicos em uma só fileira em ambas as maxilas; fortes caninos estão presentes nas maxilas superior e inferior; em *Hoplias*, entretanto, apenas no maxilar. A linha lateral é completa, reta e tubular. A boca é grande e terminal, alcançando a pupila em *Erythrinus* e se estendendo além da órbita nos outros três gêneros. Em média, altura contida 4,5 a 5 vezes no comprimento; cabeça contida 3 a 4 vezes no comprimento. Trinta a quarenta e duas escamas na série lateral mediana; as

escamas são do tipo “characid-cyprinoid”, leve ou fortemente esculpidas anteriormente, e ciclóides”.

-Fowler (1950:359) restabeleceu o “status” de família para Erythrinidae, com uma única subfamília (Erythrininae) formada pelos gêneros *Hoplias*, *Erythrinus* e *Hoplerythrinus*;

-Hoedeman (1954:83 e 1956:12) considerou os grupos Erythrininae e Curimatinae como subfamílias de Erythrinidae, superfamília “Characicae”. Baseando-se no exame de escamas, subdividiu a subfamília Erythrininae em quatro tribos: Erythrinidi (gêneros *Erythrinus*, *Hoplerythrinus* e *Hoplias*), Lebiasinidi, Pyrrhulinidi e Nanostomidi;

-Fowler (1958:9) subdividiu Erythrininae (família Erythrinidae) nas tribos Erythrinidi (gêneros *Erythrinus*, *Hoplerythrinus* e *Pseuderythrinus* (= *Hoplerythrinus*)) e Hopliidi (gênero *Hoplias*). O autor considerou também Chalceidi, Piabucinidi e Plethodectidi (= *Chalceus erythrurus*) como tribos da família Erythrinidae;

-Weitzman (1964:152-156) considerou os Erythrininae (*Hoplerythrinus*, *Hoplias*, *Erythrinus* e *Pseuderythrinus* (= *Hoplerythrinus*)) como subfamília de Characidae, afirmando que “os Erythrininae são definitivamente caracídeos quanto à sua morfologia”. Este autor concluiu que “Os Lebiasininae não são proximamente relacionados aos Erythrininae” (pág. 156), e que “exames osteológicos em *Hepsetus* indicam certas relações com *Erythrinus* e *Hoplias*” (pág. 154).

Weitzman (*op.cit.*:151-152) apresentou uma definição para Erythrininae, destacando seis caracteres que, segundo ele, “parecem ser diagnósticos para a subfamília, distinguindo seus membros de todos os outros caracídeos”. São eles: “Borda látero-posterior do frontal articulando-se com o processo espinhoso do esfenótico; seis ossos infra-orbitais presentes; primeiro infra-orbital aparentemente fusionado com o antorbital. Acessório ectopterigóide (ou dermopalatino) presente, ventral ao autopalatino como um elemento autógeno ou fusionado com o ectopterigóide. Extremidade inferior do cleitro longa e delgada, com lâmina lateral inferior reduzida. Lâmina do coracóide reduzida ou ausente, não alcançando a borda anterior do cleitro. Anastomose entre os canais látero-sensoriais supraorbital e dermopterótico ausente”.

-Greenwood *et al.* (1966:395), em sua “Classificação provisória dos Teleostei”, consideraram os eritrinídios uma família distinta de Characidae, pertencente à ordem Cypriniformes, subordem Characoidei;

-Fowler (1975:296-302) subdividiu Erythrinidae em três subfamílias: Erythrininae, Piabucininae e Lebiasininae. Na subfamília Erythrininae, tribo Erythrinidi (*sensu* Fowler, 1958:9), incluiu os gêneros *Elacocharax*, *Erythrinus*, *Hoplerythrinus*, *Pseuderythrinus* (= *Hoplerythrinus*) e *Macrodon* (= *Hoplias microlepis*). Os demais representantes do gênero *Hoplias* (no caso, *H. malabaricus*, *H. macrophthalmus* e *H. lacerdae*) foram incluídos na tribo Hopliidi.

-Nelson (1976:177) situou a família Erythrinidae na ordem Cypriniformes, reconhecendo apenas os gêneros *Erythrinus*, *Hoplerythrinus* e *Hoplias* nesta família;

-Géry (1977:98) seguiu Greenwood *et al.* (1966), situando a família Erythrinidae na subordem Characoidei. Géry (*op.cit.*:102-103) apresentou chaves de identificação para os três gêneros de Erythrinidae;

-Fink & Fink (1981:297 e 306) sugeriram que Hepsetidae, Erythrinidae e Ctenoluciidae são mais “derivados” que Distichodontidae e Citharinidae, podendo formar um grupo monofilético dentre os Characiformes;

-Lauder & Liem (1983:140), em seus estudos sobre evolução e inter-relações filogenéticas dos Actinopterygii, consideraram Erythrinidae uma família à parte de Characidae;

-Oyakawa (1990), baseando-se na presença ou não de placas dentígeras sobre a língua, na distribuição dos poros do sistema látero-sensorial cefálico mandibular e na morfologia do dentário em diferentes grupos de espécies de *Hoplias*, dividiu este gênero em dois grupos: o “*grupo malabaricus*” e o “*grupo lacerdae*”.

Oyakawa fez também uma revisão das espécies do gênero *Hoplias* do “*grupo lacerdae*” da amazônia brasileira e da região leste do Brasil;

-Uj (1990), em seu “estudo comparativo da osteologia craniana dos Characidae e sua importância filogenética”, caracterizou os Erythrinidae como “um pequeno

grupo de peixes com o corpo longo e uma nadadeira caudal arredondada, sem nadadeira adiposa e com a vesícula gasosa transformada em um órgão acessório para respiração aérea”. Este autor apresentou um cladograma sobre as inter-relações filogenéticas dos Characidae com os demais Characiformes, onde Erythrinidae + Hepsetidae formam o grupo irmão de Ctenoluciidae. As possíveis inter-relações suprafamiliares desses grupos com Lebiasinidae não foram testadas no trabalho.

-Buckup (1991:357) apresentou um cladograma sobre as inter-relações filogenéticas dos Characiformes (figura 2), no qual *Hoplias* (como representante de Erythrinidae) faz parte de uma tricotomia envolvendo os clados “*Boulengerella* + *Ctenolucius* + *Hepsetus*” (clado 26 de Buckup) e “*Lebiasina* + *Pyrrhulina* + *Nannostomus*” (clado 24 de Buckup). Este autor sugeriu ainda duas hipóteses igualmente parcimoniosas de inter-relação entre *Hoplias* e os referidos clados (Buckup, *op. cit.*:269): 1ª Hipótese (hipótese B de Buckup): *Hoplias* como grupo irmão dos clados 26 + 24; 2ª Hipótese (hipótese B’ de Buckup): Clado 26 como grupo irmão de *Hoplias* + clado 24.

-Lucena (1993:121) apresentou um cladograma a respeito das inter-relações filogenéticas da família Characidae (figura 3). No nóculo formado por Ctenoluciidae + Hepsetidae + Erythrinidae + Lebiasinidae (grupo irmão de Characidae, segundo esse autor), Lucena corroborou a “hipótese B” de Buckup (1991) no estabelecimento das inter-relações filogenéticas suprafamiliares de Erythrinidae. Em uma “lista de sinapomorfias” para os nóculos que compõem o seu cladograma (Lucena, *op. cit.*, pág. 66), o referido autor citou as seguintes

sinapomorfias para o nódulo formado por *Erythrinus*, *Hoplerythrinus* e *Hoplias*: “ramo parietal do canal sensorial supra-orbital extendendo-se desde a área pós-orbital do frontal até o parietal (caráter 18); ausência de antorbital (caráter 25); primeiro infra-orbital com a parte anterior do seu canal sensorial exposta em consequência das reduzidas ou ausentes abas ósseas (caráter 30); processo ascendente do pré-maxilar longo, ultrapassando as narinas (caráter 34); supraopérculo presente, de forma lamelar (caráter 67); cinco raios branquiostégios (caráter 70); espaço inter-ósseo entre o cleitro e o coracóide ausente (caráter 82); lamela mediana do coracóide reduzida (caráter 84); prolongamento ântero-ventral da escápula curto ou ausente (caráter 87); nadadeira dorsal com três ou mais raios simples sustentados pelo primeiro pterigióforo (caráter 98)”.

-Vari (1995:38) fez um “comentário sobre o monofiletismo de Erythrinidae”, apresentando três sinapomorfias para essa família: a aquisição secundária da porção posterior do canal látero-sensorial supra-orbital (caráter 27); a presença de um par de cartilagens na extremidade anterior do basi-hial (caráter 56) e a extensão do músculo *dilatator operculi* através da órbita pela superfície ventral do frontal até a região do etmóide lateral (caráter 85). Este autor apresentou um cladograma sobre as inter-relações filogenéticas suprafamiliares entre Lebiasinidae, Hepsetidae, Erythrinidae e Ctenoluciidae (figura 4), considerando Erythrinidae e Ctenoluciidae como grupos-irmãos.

Vari sugeriu a ocorrência de um evento vicariante entre Hepsetidae e o seu grupo irmão Ctenoluciidae mais Erythrinidae, precedendo ou associado à separação final entre a África e a América do Sul, no Neocretáceo.

1.5) Objetivo

O presente trabalho tem como objetivo discutir os caracteres (ou estados de caracteres) diagnósticos (em um senso fenético) e sinapomórficos (segundo os preceitos de Hennig, 1966) previamente propostos para delimitar os Erythrinidae como um grupo natural, e apresentar novas evidências do monofiletismo deste grupo.

2. METODOLOGIA

2.1) Análise de dados

A metodologia adotada para a discussão do monofiletismo da família Erythrinidae seguiu os preceitos da sistemática filogenética de Hennig (1966). De acordo com esta escola, um grupo monofilético é definido com base em estados de caracteres derivados exclusivos, herdados de um ancestral comum desse grupo, e compartilhados por todos os seus descendentes (ou seja, um grupo diagnosticado por sinapomorfias).

Basicamente, os passos para o estabelecimento de uma hipótese de monofiletismo se iniciam com um levantamento preliminar de estados de caracteres compartilhados e supostamente exclusivos do grupo de interesse, que possam vir a representar sinapomorfias para este grupo. Simultaneamente ao levantamento desses dados verifica-se, com base no exame de grupos-externos (Maddison *et al.*, 1984), como se apresentam os estados de caracteres relativos aos observados no grupo de interesse. Se nenhum dos representantes do grupo-externo revelar estados de caracteres semelhantes ao do grupo em foco, então supõe-se que estes estados representem uma aquisição exclusiva do grupo, tendo sido herdado de um ancestral comum que teve o estado “primitivo” transformado em um estado derivado.

Se um estado de caráter semelhante for observado em um ou mais representantes do grupo-externo, há duas possibilidades a serem consideradas: ou estes estados do caráter similares tiveram a mesma origem, a partir de um ancestral comum ao grupo de interesse e ao referido grupo externo (sendo uma

plesiomorfia para o grupo de interesse); ou surgiram de forma independente em cada um dos grupos considerados (por reversão ou paralelismo, constituindo homoplasias). No primeiro caso, os estados do caráter não podem ser usados no reconhecimento do monofiletismo do grupo em apreço, e devem ser descartados. No segundo caso, pode-se supor que estes estados do caráter tiveram uma história evolutiva independente em cada grupo, sendo válidos para a verificação do monofiletismo dos diferentes táxons considerados. A avaliação desses eventos se faz através da utilização do método de parcimônia (explicitado por Swofford & Maddison, 1987) na verificação de cladogramas representando a distribuição dos estados do caráter no grupo de interesse e em seu grupo-externo relacionado. Através da análise de parcimônia, obtém-se a reconstituição “mais provável” da evolução de estados de caracteres semelhantes compartilhados por grupos afins, seguindo as alternativas que necessitem de um menor número de passos (eventos) que expliquem a distribuição desses estados de caracteres em uma árvore filogenética.

Cada estado de caráter eleito que se supôs representar uma sinapomorfia para os eritrinídeos foi confrontado com o encontrado nos grupos-externos propostos para Ostariophysi dentre os Euteleostei (figura 5), seguindo as hipóteses de inter-relação entre esses grupos de Lauder & Liem, 1983:134; para Characiformes dentre os demais Ostariophysi (figura 6), seguindo as hipóteses de Fink & Fink, 1981:302; para os Erythrinidae (representados pelo gênero *Hoplias*) dentre as demais famílias de Characiformes (figura 2), seguindo as hipóteses de Buckup, 1991:357 e, finalmente, para os grupos mais proximamente relacionados aos Erythrinidae (figura 4), seguindo as hipóteses de Vari, 1995:36. Com esse procedimento, foi estabelecida a condição plesiomórfica hipotética

para cada caráter. De posse desses dados verificou-se, através de análise de parcimônia estrita (Swofford & Maddison, 1987), e com base nos cladogramas propostos por Lauder & Liem (*op.cit.*), Fink & Fink (*op.cit.*), Buckup (*op.cit.*) e Vari (*op.cit.*) se os estados de caracteres supostamente exclusivos dos Erythrinidae realmente representavam uma condição derivada única dentre todos os demais grupos relacionados.

Quando estados de caracteres semelhantes aos dos eritrinídeos foram encontrados em um ou mais grupos-externos, a análise por parcimônia foi útil para definir se estes estados representavam homologias para Erythrinidae mais os referidos grupos externos (no caso representando plesiomorfias para Erythrinidae), ou homoplasias entre esses grupos (representando possíveis sinapomorfias para Erythrinidae). Somente os estados de caracteres avaliados como decisivos (“decisive” *sensu* Maddison *et al.*, 1984:85) foram considerados sinapomórficos para os Erythrinidae. Os estados avaliados como ambíguos (“equivocal” *sensu* Maddison *et al.*, *op.cit.*) não receberam nenhum método de otimização específico que eliminasse uma das alternativas igualmente parcimoniosas de transformação do caráter. Os estados de caracteres ambíguos foram listados à parte, como propostas para estudos posteriores que possam avaliar melhor a sua condição como sinapomorfias para os Erythrinidae.

2.2) Seleção de táxons e delimitação dos grupos considerados

A escolha de táxons para constituir o grupo-externo aos Erythrinidae foi feita a partir de um levantamento criterioso, buscando selecionar as espécies que

melhor representassem as principais linhagens de Characiformes e alguns principais grupos de Ostariophysi (com base em informações bibliográficas previamente publicadas). Os fatores que nortearam essa seleção foram:

1) Disponibilidade de material. O material separado para diafanização ou dissecação foi retirado somente de lotes numerosos e geralmente pertencentes a uma série proveniente da mesma localidade de coleta.

2) Espécies filogeneticamente basais *sensu* Pinna (1993:80) (ou filogeneticamente primitivas conforme Fink & Fink, 1981:304), por apresentarem, ao menos teoricamente, um menor número de estados de caracteres derivados (ou transformações de caracteres) dentre os seus grupos relacionados (grupos-internos), o que torna mais fácil e segura a interpretação do estado do caráter que se quer avaliar. Segundo Pinna (*op.cit.*:80), "táxons basais em qualquer grupo-interno são teoricamente os mais relevantes na estimativa dos estados de caracteres que são gerais para este grupo-interno".

3) Espécies consideradas por alguns autores como "morfologicamente primitivas". Isto porque o uso de espécies que aparentam ser "morfologicamente primitivas" como táxons terminais torna a busca por caracteres derivados compartilhados mais eficiente, evitando que homoplasias compartilhadas por membros derivados de duas ou mais linhagens sejam confundidas como sinapomorfias para essas linhagens (Fink & Fink, 1981: 303).

4) Representante-tipo da categoria que se quer representar. Na inexistência de hipóteses designando um possível "representante morfologicamente primitivo" de determinados grupos, escolheu-se os representantes-tipos de cada categoria que se decidiu examinar.

Infelizmente, não foi possível examinar alguns táxons muitas vezes citados como “representantes morfolologicamente primitivos” ou “filogeneticamente primitivos” dos principais grupos-externos considerados. Entretanto, essa lacuna foi preenchida por dados encontrados na bibliografia. Descrições anatômicas detalhadas de *Xenocharax* (representante menos derivado da unidade monofilética formada pelos Citharinidae e Distichodontidae (Vari, 1979:328), unidade esta que constitui o grupo-irmão plesiomórfico de todos os Characiformes (Fink & Fink, 1981:306)) foram encontradas em Daget (1960); em Vari (1979) (que forneceu também excelentes descrições dos demais representantes de Distichodontidae e Citharinidae); e em Fink & Fink (1981). Os gêneros *Opsariichthys* e *Zacco*, muitas vezes considerados representantes “morfolologicamente primitivos” de Cypriniformes (Regan, 1911:28; Weitzman, 1962:46; Greenwood *et al.* 1966:380; Fink & Fink, 1981:305), têm sua anatomia muito bem descrita por Howes (1980) (que também descreve detalhadamente a anatomia de *Luciosoma*, *Barilius* e *Engraulicypris*); e também por Fink & Fink (1981). Outra boa fonte de consulta sobre a anatomia de Cypriniformes está em Mayden (1989). O gênero *Diplomystes*, representante “morfolologicamente e filogeneticamente primitivo” de todos os Siluriformes (Regan, 1911:29; Alexander, 1965:91 e 142; Fink & Fink, 1981:308; Arratia, 1987:5; Pinna, 1993:267) teve sua anatomia detalhadamente descrita por Arratia (1987). Outras boas descrições anatômicas deste táxon foram encontradas em Alexander (1965) (incluindo também descrições de representantes de outros grupos de Siluriformes) e em Fink & Fink (1981). Dados sobre a anatomia de *Chanos* (o grupo-irmão de todos os demais Gonorynchiformes, segundo Fink & Fink, 1981:304) foram obtidos em Fink & Fink (1981) e em Howes (1985) (incluindo descrições anatômicas de

outros representantes dessa ordem). Outros trabalhos contendo descrições anatômicas de representantes de Ostariophysi também foram consultados, como fonte adicional de dados. Estas obras são oportunamente citadas ao longo do texto.

Um exemplar de *Salmo salar* foi examinado como representante de Salmonidae que, juntamente com Neoteleostei, forma o grupo-irmão de Ostariophysi mais Argentinoidei e Osmeroidei (segundo Lauder & Liem, 1983:134). *Esox americanus* foi examinado como representante do clado Esocae, considerado por Lauder & Liem (*op. cit.* 133) o clado mais primitivo de Euteleostei. De acordo com o cladograma apresentado por esses autores (figura 5), Esocae é o grupo-irmão do clado formado por Ostariophysi, Osmeroidei, Argentinoidei, Salmonidae e Neoteleostei. *Kneria auriculata* foi examinado como representante de Gonorynchiformes, o grupo-irmão de Otophysi, segundo Fink & Fink (1981:302). *Danio malabaricus* serviu como representante da família Danioninae, onde também está incluído o gênero *Opsariichthys*, cuja relevância já foi discutida anteriormente.

A delimitação das famílias de Characiformes seguiu Vari (1995:5), com o reconhecimento da família Crenuchidae segundo Buckup (1991), e o tratamento de "Tetragonopterinae" e "Cheirodontinae" como subfamília de Characidae, seguindo Géry (1977). Estes dois últimos grupos foram colocados entre aspas porque não há evidências de que representem grupos naturais. O nome de gênero *Lebiasina* foi preterido em lugar de *Piabucina*, seguindo Taphorn (1992:468-469). Outras considerações são explicitadas oportunamente ao longo do texto.

2.3) Técnicas de preparação e de exame do material

Seguindo Vari (1995:2), as medições dos exemplares maiores que 100 mm foram feitas em milímetros. Para exemplares menores que 100 mm, a medida foi efetuada através de um paquímetro (marca Mitutoyo), registrando também os décimos de milímetro. Para o exame mais detalhado do material, foi utilizado um estereomicroscópio da marca Zeiss - Stemi-SR, com aumentos de oito a cinquenta vezes.

Para o estudo das estruturas esqueléticas foi empregada a técnica de diafanização da musculatura e coloração do tecido ósseo e cartilaginoso de Taylor & Van Dyke (1985). Por meio desta técnica, o tecido muscular é digerido enzimaticamente (com o uso de pancreatina), até ficar transparente. O tecido cartilaginoso é corado em azul e o tecido ósseo em vermelho (com o uso dos corantes alcian blue e alizarina, respectivamente).

De acordo com a disponibilidade de material, dois exemplares foram selecionados de cada lote para diafanização (nunca o menor nem o maior exemplar), e um deles recebeu apenas o tratamento de coloração de tecido ósseo. Isto porque o processo de coloração de tecido cartilaginoso requer o uso de ácido acético, o que pode descalcificar as estruturas ósseas mais delicadas alterando sua conformação original.

Na preparação dos espécimens para a diafanização, a epiderme e as escamas do lado direito do corpo foram removidas, para a melhor penetração da enzima e dos corantes. O epitélio e as escamas do lado esquerdo do corpo foram deixados intactos, garantindo uma melhor sustentação do exemplar após os processos de digestão da musculatura. As incisões para a retirada dos

componentes viscerais foram feitas com todo o cuidado para não danificar as cinturas escapular e pélvica. Sempre que possível, os componentes viscerais retirados (incluindo o conteúdo estomacal e parasitos associados às vísceras) foram preservados em frascos em separado (em solução de álcool 70%). A bexiga natatória não foi retirada da cavidade abdominal por estar associada a delicadas estruturas ósseas das primeiras vértebras cervicais (complexo de Weber), o que é característico do grupo em estudo (Otophysi).

Após a diafanização, os espécimens tiveram o lado direito do corpo dissecado, seguindo a metodologia de Weitzman (1974:342-343). Como este procedimento requer o desmonte do crânio, com cortes em diversas articulações e ligamentos, procurou-se manter ao máximo a integridade do exemplar, excluindo certas etapas de dissecção desnecessárias para a perfeita visualização das estruturas ósseas e cartilaginosas. Os exemplares preparados foram estocados em glicerina pura, com cristais de timol para evitar a contaminação por fungos.

Alguns espécimens grandes demais para serem diafanizados tiveram a cintura escapular levemente dissecada, para observação da lâmina ventral do coracóide e do cleitro, e também do forame escapular. O exame dessas estruturas foi feito sempre do lado direito do corpo dos espécimens, com o cuidado de preservar ao máximo as fibras nervosas e musculares, assim como os tendões e o tegumento.

Neste trabalho foi utilizada também a técnica de preparação de esqueletos por coleópteros dermestídeos. Apesar de não ser tão apurada quanto a técnica de diafanização enzimática, esse método oferece a vantagem de se obter

esqueletos de exemplares grandes, onde é possível visualizar, com muita clareza, acidentes anatômicos como suturas e forames.

Todos os espécimes diafanizados tiveram a musculatura cefálica (do lado direito da cabeça) examinada antes de serem submetidos à digestão enzimática. Para isso, as membranas que unem a série infra-orbital à órbita, série opercular e maxilar foram seccionadas, permitindo que os ossos infra-orbitais, em conjunto, pudessem ser levantados como uma “janela” (mantendo-se presos ao pterótico e ao frontal). Assim, a musculatura da face pôde ser examinada, sem muito prejuízo para a integridade estrutural dos componentes ósseos dessa região. Em alguns casos, a musculatura foi pincelada com uma solução diluída de iodo (50 % em água), com o auxílio de um cotonete. Essa solução evidencia o sentido das fibras musculares, corando, em diferentes tons de amarelo, os tendões, as fibras nervosas e as áreas de origem / inserção dos músculos. A coloração do iodo é facilmente removida com álcool 70%.

Para o exame do músculo *dilatator operculi* de alguns exemplares, o globo ocular foi levemente deslocado da cavidade orbital, sendo cuidadosamente empurrado para baixo da série infra-orbital (em direção ao músculo *adductor mandibulae*). Este procedimento deixa a descoberto a origem do *dilatator operculi*, sem a necessidade de remoção do globo ocular ou dano à musculatura oculomotora.

Alguns exemplares que não puderam ser diafanizados ou dissecados (por escassez nas coleções consultadas, má qualidade de preservação, ou por representarem espécies raras, dentre outros motivos) foram examinados apenas superficialmente, com o uso ou não de lupa binocular (estereomicroscópio). Apesar de limitado, esse tipo de exame permitiu observar o sistema de canais

sensoriais cefálicos e, por transparência, alguns ossos dérmicos superficiais e seus pontos de contato com outros ossos. Estruturas como dentes e placas dentíferas também foram facilmente visualizadas, sem a necessidade de dissecação ou do emprego de técnicas especiais de preparação do esqueleto. Em alguns casos, a utilização de uma fonte de luz potente colocada por trás de estruturas delgadas permitiu visualizar caracteres internos como raios branquiostégios e as cartilagens associadas ao basi-hial.

2.4) Confeção das figuras

Devido ao grande tamanho dos exemplares estudados, não foi utilizada câmara clara para a confecção das ilustrações. Os desenhos foram preparados seguindo a metodologia de Weitzman (1962:10), por meio de cópias de projeções de negativos produzidos com uma câmera fotográfica Cannon AE-1, com lente de 50mm. O filme utilizado foi de 100 ASA (Kodak, 135mm), com lentes de close-up +1 +2 +3. Para a confecção dos desenhos, um mini-projetor de slides (marca Cabin) foi posto sob uma mesa de vidro, e sobre esta foi colocada uma folha de papel branca (sulfite). Assim, a projeção do slide teve como tela a folha de papel apoiada no vidro, sendo possível traçar a imagem projetada com uma caneta-nanquim. Todos os desenhos foram completados e corrigidos através de comparação com as peças anatômicas originais. Para elaborar as figuras coloridas, as fotos foram reproduzidas em Scanner Genius Color Page SP2, e trabalhadas com o auxílio dos programas Adobe Photoshop LE (licença PGZoo/MN nº SPW 300R3126018-296) e Corel Draw 5.0 (licença PGZoo/MN nº

CDS- 050-187357), em ambiente Windows 3.11 (licença PGZoo/MN nº 207- 051-PV 311).

2.5) Terminologia anatômica, descritiva e nomenclatural

A nomenclatura osteológica adotada seguiu Correia e Castro & Correia e Castro (1987), excetuando-se o termo “pré-opérculo superior” (tradução de “supraopercle” de Fink & Fink, 1981), por motivos que serão explicitados durante a discussão desse caráter em Erythrinidae. A nomenclatura dos músculos cefálicos seguiu Winterbottom (1974), com as modificações na nomenclatura das diferentes subdivisões do músculo *adductor mandibulae* em Ostariophysi conforme Gosline (1989). A nomenclatura do formato da nadadeira caudal seguiu Allen & Fisher (1978:2).

Indicações topográficas como “dorsal”, “ventral”, “lateral”, “medial”, “distal” e “proximal” foram utilizadas em referência à posição da estrutura relativa ao corpo do peixe ou em relação a alguma estrutura determinada. O termo “medial” foi utilizado em oposição a “lateral”, tendo como referência o plano longitudinal (sagital) de simetria do peixe ou da estrutura discriminada. O termo “lâmina supra-opercular” ou simplesmente “supra-opercular” não foi empregado necessariamente em referência ao osso supraopérculo, mas sim para delimitar a posição topográfica da estrutura em discussão. O mesmo serviu para o termo topográfico “supra-pré-opercular” em relação ao osso suprapréopérculo. Foi utilizado o termo “asa do etmóide lateral” seguindo Weitzman (1962:19), como tradução de “lateral ethmoid wing”. Em relação à musculatura, o termo “origem”

foi aplicado ao sítio de fixação estacionário (ou relativamente mais estável), enquanto “inserção” foi aplicado ao sítio de fixação cujo elemento estrutural é movido com a contração do músculo, ou que aparentemente se move mais que o outro sítio de fixação (conforme Winterbottom, 1974:227).

O termo “catfish”, muito empregado em toda a bibliografia em língua inglesa para designar os representantes da ordem Siluriformes foi traduzido para “bagre”, que é o termo mais comum para os representantes dessa ordem na língua portuguesa. Os termos em inglês “characids”, “cyprinids” e “gymnotids” foram traduzidos respectivamente para Characiformes, Cypriniformes e Gymnotiformes, respeitando-se o contexto histórico e nomenclatural em que estavam inseridas estas denominações. Em alguns casos, por exemplo, o termo “characid” foi empregado por alguns autores com referência à família Characidae, sendo traduzido então como “Characidae” ou mesmo “caracídeo”. Os nomes científicos registrados na bibliografia que passaram a sinônimo júnior são seguidos por seu sinônimo sênior entre parênteses.

O termo “caracteres diagnósticos” se refere a caracteres simplesmente descritivos ou propostos sob uma argumentação feneticista, apresentados por alguns autores como “característicos”, “diferenciais” ou “distintivos” da família Erythrinidae.

As traduções das citações de autores estrangeiros para a língua portuguesa (colocadas entre aspas) foram feitas pelo autor da presente obra.

3. MATERIAL

A listagem de material examinado segue em ordem alfabética do nome das espécies, dentro de seu grupo taxonômico. O nome da espécie é seguido por seu registro institucional. Os dados de procedência, quando existentes, são apresentados seguindo basicamente a ordem: País, Estado, Município, Região, corpo d'água, etc. Após dois pontos, segue o número de exemplares examinados (não necessariamente o número total de exemplares no lote), seu comprimento padrão (entre parênteses) e, finalmente, a metodologia de preparação / exame do material (os casos excepcionais recebem descrição particular). As abreviaturas utilizadas na listagem são as seguintes:

CP - Comprimento padrão: da ponta do focinho (formado pelo mesetmóide, pré-maxilar ou dentário) até a margem distal do suporte ósseo do complexo caudal (margem distal dos hipurais).

CC - Comprimento da cabeça: da ponta do focinho até a margem distal (óssea) do opérculo. Esta foi a medida priorizada em Gymnotiformes, seguindo o proposto por Albert & Fink (1996:86). Isto porque a longa e delicada cauda desses peixes está geralmente danificada ou pode se tratar de uma porção regenerada da região caudal. Isto altera as proporções originais dessa estrutura e, conseqüentemente, a medida do comprimento padrão.

DIAF. - Material diafanizado e corado para o estudo do esqueleto.

DIS. - Material dissecado.

ES. - Material examinado superficialmente.

BD. - Esqueleto preparado (limpo) com o emprego de coleópteros dermestídeos.

É oportuno ressaltar que, devido à grande heterogeneidade do material observado, não foi possível padronizar todos os componentes da listagem.

-Grupo-externo:

ESOCAE (*sensu* Fink & Weitzman, 1982)

Esox americanus - MNRJ 13620; USA, Sugar Creek, Wabash drainage: 1 ex. (84,5 mm CP) ES; 1 ex. (70,2 mm CP) DIAF.

SALMONIDAE

Salmo salar - MNRJ (não catalogado, sem dados); 1 ex. - Esqueleto em via úmida (570 mm CP); processo de preparação do esqueleto desconhecido.

GONORYNCHIFORMES

Kneria auriculata - MNRJ 14109; Mubuyu, Zambezi River System, Kulu River: 1 ex. (38,4 mm CP) DIAF; 1 ex. (39,2 mm CP) ES.

CYPRINIFORMES

Barbus paludinosus - MNRJ 14100; Okavango, Lago Nagami: 1 ex. (46,7 mm CP) DIAF.

Botia macracantha - D. UERJ 38; (sem dados): 1 ex. (32,2 mm CP) DIAF.

Catostomus commersoni - MNRJ 13633; USA, Mc Donough, Illinois, Missouri Creek: 1 ex. (70,2 mm CP) DIAF.

Cyprinella lutrensis - MNRJ 13616; USA, Mc Donough, Illinois river drainage: 1 ex. (43,5 mm CP) DIAF.

Cyprinus carpio - D. UERJ 46; (sem dados): 1 ex. (52,3 mm CP) DIAF.

Danio malabaricus - D. UERJ 45; (sem dados): 1 ex. (49,3 mm CP) DIAF.

Epalzeorhynchus frenatus - D. UERJ 44; (sem dados): 1 ex. (66,2 mm CP) DIAF.

GYMNOTIFORMES (*sensu* Pinna, 1993:119)

Apteronotus albifrons - MNRJ 13215; Brasil, Goiás, rio Tocantins: 1 ex. (12,2 mm CC (124,2 mm CP)) DIAF.

Archolaemus blax - MNRJ 13233; Brasil, Goiás, Cavalcante: 1 ex. (2,7 mm CC (234 mm CP)) DIAF.

Brachyhypopomus sp. - MNRJ 12426; Brasil, Mato Grosso, Cáceres, Distrito de Porto Esperidião, Fazenda Pantanalzinho, Córrego Carrapato: 1 ex. (8,9 mm CC) DIAF.

Gymnotus pantherinus - MNRJ 13204; Brasil, Espírito Santo, Linhares: 1 ex. (10,2 mm CC (96,4 mm CP)) DIAF.

Gymnotus carapo - MNRJ 14346; Brasil, Rio de Janeiro, rio Paquequer: 1 ex. (12,3 mm CC) DIAF.

Gymnotus carapo - D.UERJ 28; (sem dados): 1 ex. (15,5 mm CC) DIAF.

Sternopygus macrurus - MNRJ 13232; Brasil, Goiás, rio Tocantins: 1 ex. (29,4 mm CC) DIAF.

SILURIFORMES (*sensu* Pinna, 1993:119)

Auchenipterichthys longimanus - MNRJ 12358; Brasil, Pará, Município de Oriximiná, Porto Trombetas, Lago do Batata, rio Trombetas: 1 ex. (109 mm CP) DIAF.

Cetopsis sp. - MNRJ13250; Brasil, Goiás, rio Tocantins: 2 exs. (102 mm e 94,0 mm CP) ES.

Tatia schultzi - MNRJ 9417; Brasil, rio Xingu: 1 ex. (33,2 mm CP) DIAF.

Microglanis sp. - MNRJ 13542; Brasil, rio Tocantins: 1 ex. (40,8 mm CP) DIAF.

Microglanis sp. - MNRJ 13549; Brasil, Pará, rio Tocantins: 1 ex. (39,8 mm CP) DIAF.

Pimelodella lateristriga - MNRJ 13348; Brasil, Rio de Janeiro, Maricá, rio Ubatiba: 1 ex. (64,5 mm CP) DIAF.

Pseudocetopsis sp. - MNRJ 12772; Brasil, Goiás, Uruaçu, rio Tocantins: 2 exs. (16,7 mm e 85,3 mm CP) ES.

CHARACIFORMES

Acestrocephalus sardina - MNRJ 12599; Brasil, Goiás, rio Tocantins: 1 ex. (139 mm CP) ES.

Acestrocephalus sardina - MNRJ 12657; Brasil, Goiás, Niquelândia, Alto rio Tocantins: 1 ex. (51,6 mm CP) DIAF.

Acestrorhynchus heterolepis - MNRJ 13494; Brasil, Amapá, rio Araguari: 1 ex. (119 mm CP) DIAF.

Acestrorhynchus falcatus - D. UERJ 41; (sem dados): 1 ex. (46,3 mm CP) DIAF.

Acestrorhynchus cf. falcatus - O. DBAV. UERJ 1586; Brasil, Roraima: 1 ex. (506 mm CP) ES

Apareiodon hansemani - MNRJ 14212; Brasil, Minas Gerais, Mocambinho, rio São Francisco: 2 exs. (55,2 mm e 56, 6 mm CP) DIAF.

Aphyocharax paraguayensis - MNRJ 14254; Brasil, Mato grosso, Chapada dos Guimarães: 1 ex. (30,2 mm CP) DIAF, e 1 ex. (35,0 mm CP) ES.

Aphyocharax cf. rubripinnis - D. UERJ 29; (sem dados): 1 ex. (39,2 mm CP) DIAF.

Astyanax scabripinnis - MNRJ 13542; Brasil, Minas Gerais, rio Paraíba do Sul: 1 ex. (49,7 mm CP) DIAF.

Astyanax polylepis - MNRJ 12598; Brasil, Goiás, rio Tocantins: 1 ex. (5,7 mm CP) DIAF.

Bivibranchia velox - MNRJ12917; Brasil, Goiás, rio Tocantins: 2 exs. (100 mm e 99,2 mm CP) ES; 1 ex. (99,4 mm CP) DIS.

Bivibranchia velox - MNRJ 15594; Brasil, Goiás, rio Tocantins: 1 ex. (41,6 mm CP) DIAF.

Boulengerella maculata - catálogo na Coleção de Referência da UFRJ #222009; (sem dados): 1 ex.(228 mm CP) DIS.

Boulengerella maculata - MNRJ 13680; Brasil, Rondônia: 1 ex. (279 mm CP) DIS.

Boulengerella cuvieri - O. DBAV. UERJ 1589; Brasil, Roraima: 1ex. (293 mm CP) DIS.

Boulengerella cuvieri - O. DBAV. UERJ 1591; Brasil, Roraima: 1 ex. (333 mm CP) DIS.

Boulengerella maculata - O. DBAV. UERJ 1590; Brasil, Roraima: 1 ex. (268 mm CP) DIS.

Boulengerella cuvieri - MNRJ 13679; Argentina, Buenos Aires: 1 ex. (460 mm CP) DIS.

Boulengerella lateristriga - MNRJ 13859; Brasil, Amazonas, Manaus: 1 ex. (257 mm CP) DIS.

Boulengerella lucius - catalogadas na Coleção de Referência da UFRJ: #331057; (sem dados): 1 ex. (221 mm CP) DIAF; #331056; (sem dados): 1 ex. (212 mm CP) DIAF; #213006; (sem dados): 1 ex. (328 mm CP) DIS.

Boulengerella lucius - MNRJ 13678; Brasil, Amazonas, Manaus: 1 ex. (425 mm CP) DIS.

Brycinus lateralis - MNRJ 13407; Botswana, Okavango System: 2 exs. (66,2 mm e 42,4 mm CP) DIAF.

Brycon lundii - MNRJ 14226; Brasil, Minas Gerais, Mocambinho, rio São Francisco: 1 ex. (89,7 mm CP) DIAF.

Bryconamericus sp. - MNRJ 13538; Brasil, Rio de Janeiro, rio Parati-Mirim: 3 exs. (41,1 mm, 43,2 mm e 37,1 mm CP) ES.

Bryconops melanurus - MNRJ 12700; Brasil, Goiás, alto rio Tocantins: 2 exs. (95,5 mm e 98,2 mm CP) ES.

Catoprion mento - MNRJ 14220; Brasil, Mato Grosso, Poconé: 1 ex. (52,2 mm CP) DIAF.

Chalceus erythrurus - MNRJ 2650; Brasil, Manaus: 1 ex. (157 mm CP) ES.

Chalceus erythrurus - MNRJ 2649; Brasil, Manaus: 1 ex. (159 mm CP) ES.

Characidium zebra - MNRJ (reg. 941207#71); Paraguai, rio Azotei: 2 exs. (43,0 mm e 48,2 mm CP) DIAF.

Characidium gomesi - MZUSP 19487; Brasil, São Paulo, rio Corumbatá: 1 ex. (44,2 mm CP) DIAF.

Charax stenopterus - MNRJ 14290; Brasil, Rio Grande do Sul, Rio dos Sinos: 1 ex. (26,0 mm CP) ES.

Cheirodon piaba - MNRJ 14207; Brasil, Minas Gerais, Mocambinho, rio São Francisco: 2 exs. (26,5 mm e 32,1 mm CP) DIAF.

Colossoma oculus - MNRJ (não catalogado); Brasil, Mato Grosso: 1 ex. (23,1 mm CP) DIAF.

Colossoma macropomum - D. UERJ 43; Brasil, Mato Grosso: 3 exs. (18,0 mm-41,2 mm CP) DIAF.

Copella natereri - D. UERJ 33; (sem dados): 1 ex. (33,2 mm CP) DIAF.

Copella sp. - D. UERJ 34; (sem dados): 1 ex. (32,5 mm CP) DIAF.

Creagrutus cf. atrisignum - MNRJ 13047; Brasil, Goiás, rio Tocantins: 2 exs. (44,0 mm e 44,2 mm CP) ES.

Creatochanes affinis - MNRJ 12835; Brasil, Minas Gerais, rio Jequitá: 1 ex. (80,4 mm CP) ES.

Crenuchus spilurus - D. UERJ 35; (sem dados): 1 ex. (33,7 mm CP) DIAF.

Crenuchus spilurus - MZUSP 20015; Brasil, Amazonas, Fonte Boa: 2 exs. (45,6 mm e 41,4 mm CP) DIAF.

Ctenolucius beani - MNRJ 14539; Panamá, Herrera, Santa Maria Oxbow: 1 ex. (122 mm CP) DIAF.

Ctenolucius beani - MNRJ14540; Panamá, Dakien, rio Iglesia: 1 ex. (168 mm CP) ES.

Cynodon gibbus - MNRJ 14138; Brasil, Roraima: 1 ex. (215 mm CP) DIS.

Cynopotamus amazonus - MNRJ 12608; Brasil, Goiás, Minaçu, rio Tocantins: 1 ex. (134 mm CP) DIS.

Cynopotamus amazonus - MNRJ 12560; Brasil, Goiás, rio Maranhão: 1 ex. (116 mm CP) DIS.

Cyphocharax gilbert - MNRJ 12845; Brasil, Rio de Janeiro, Campos: 2 exs. (47,2 mm e 52,6 mm CP) DIAF.

Exodon paradoxus - MNRJ 14223; Brasil, Pará, rio Paru do Oeste: 1 ex. (92,2 mm CP) DIAF.

Galeocharax gulo - MNRJ 13272; Brasil, Goiás, rio Tocantins: 2 exs. (75,6 mm e 70,3 mm CP) DIAF.

Hemigrammocharax multifasciatus - MNRJ 14096; Botswana, Okavango river: 1 ex. (30,4 mm CP) DIAF.

Hemigrammus rhodostomus - D. UERJ 39; (sem dados): 2 exs. (30,4 mm e 32,5 mm CP) DIAF.

Hemiodopsis ternetzi - MNRJ 13038; Brasil, Goiás, rio Tocantins: 2 exs. (56,6 mm e 61,4 mm CP) DIAF.

Hepsetus odoe - MNRJ 13405; Botswana, Okavango: 1 ex. (123 mm CP) DIAF.

Hepsetus odoe - MNRJ 14071; Cameroon: 1 ex. (111 mm CP) DIAF.

Hepsetus odoe - MNRJ 13452; Nigéria, Niger river: 1 ex. (242 mm CP) ES.

Hepsetus odoe - MNRJ 13404; Botswana, Okavango, Kunvere river: 2 ex. (222 mm e 179 mm CP) ES.

Hollandichthys multifasciatus - D.UERJ 55; Brasil, Rio de Janeiro, Magé: 1 ex. (81,4 mm CP) DIAF.

Hydrolycus pectoralis - O. DBAV. UERJ 1429; (sem dados): 1 ex. (146 mm CP) DIS.

Hydrocynus vittatus - MNRJ 13412; Namibia: 1 ex. (86,7 mm CP) DIAF.

Iguanodectes pursui - MNRJ (Coleção didática; não catalogado, sem dados): 2 exs. (49,3 mm e 50,2 mm CP) ES.

Lebiasina bimaculata - FMNH 84665; Equador, rio Palenque: 1 ex. (100 mm CP) ES.

Lebiasina elongata - FMNH 102295; Ecuador, Napo, Quebrada Ahuano, Tatuapischo (bacia do rio Payamino): 1 ex. (140 mm CP) ES.

Lebiasina erythrinoides - MNRJ 14230; Venezuela, Barinas, Afluente do rio Qui: 2 exs. (69,0 mm e 92,2 mm CP) DIS.

Lebiasina erythrinoides - MNRJ 14231; Venezuela, rio Grande: 1 ex. (120 mm CP) DIS.

Lebiasina erythrinoides - MNRJ 14232; Venezuela, rio Grande: 2 exs. (64,8 mm e 75,4 mm CP) DIAF; 9 exs. (52,5 mm - 138 mm CP) ES.

Lebiasina festae - MNRJ 13487; Brasil, Pará, Cachimbo: 2 exs. (45,2 mm e 50,1 mm CP) DIAF.

Lebiasina festae - MNRJ 14542; Panamá, Tuira drainage, rio Yape: 1 ex. (73,2 mm CP) DIAF; 1 ex. (79,4 mm CP) DIS.

Lebiasina festae - MNRJ 14543; Panamá, Tuira, rio Iglesia: 1 ex. (126 mm CP) DIAF.

Lebiasina panamensis - MNRJ 14541; Panamá, Bulegandi Creek, rio Azucar: 2 exs. (100 mm e 143 mm CP) DIAF.

Lebiasina panamensis - MZUSP 47704; Panamá, Campanha, rio Capira: 1 ex. (120 mm CP) ES.

Lebiasina uruiensis - MNRJ 14228; Venezuela, rio Parapapoy: 2 exs. (49,4 mm e 77,5 mm CP) DIAF; 1 ex. (110 mm CP) DIS.

Lebiasina uruiensis - MNRJ 14229; Venezuela, Bolivar: 1 ex. (110 mm CP) DIS.

Leporinus reinhardtii - MNRJ 14211; Brasil, Minas Gerais, Mocambinho, rio São Francisco: 2 exs. (51,7 mm e 62,6 mm CP) DIAF.

Micralestes acutidens - MNRJ 13408; Namibia, Okavango river: 2 exs. (45,6 mm e 53,4 mm CP) DIAF.

Moojenichthys myersi - MNRJ 5572; Brasil, Bahia, Ilhéus: 1 ex. (85,9 mm CP) DIAF.

Nannobrycon eques - D. UERJ (não catalogado, sem dados): 1 ex. (25,3 mm CP) DIAF.

Nannobrycon unifasciatus - D. UERJ (não catalogado, sem dados): 1 ex. (30,0 mm CP) DIAF.

Nannocharax macropterus - MNRJ 14108; Namibia, Okavango river: 2 exs. (27,7 mm e 31,2 mm CP) DIAF.

Nannostomus beckfordi - D. UERJ (não catalogado, sem dados): 1 ex. (24,3 mm CP) DIAF.

Nannostomus harrisoni - D. UERJ 37; (sem dados): 1 ex. (24,5 mm CP) DIAF.

Nematocharax venustus - D. UERJ 30; Brasil, Bahia, Ilhéus: 2 exs. (27,7 mm e 30,6 mm CP) DIAF.

Oligosarcus hepsetus - MNRJ 14152; Brasil, Rio de Janeiro, rio Claro: 2 exs. (62,2 mm e 67,5 mm CP) DIAF.

Orthospinus franciscoensis - MNRJ 14225; Brasil, Minas Gerais, Mocambinho, rio São Francisco: 2 exs. (46,5 mm e 53,2 mm CP) DIAF.

Phenacogaster franciscoensis - MNRJ 14206; Brasil, Minas Gerais, rio Verde Grande (afluente do rio São Francisco): 2 exs. (36,9 mm e 39,8 mm CP) DIAF.

Poptella compressa - MNRJ 14253; Brasil, Maranhão, lagoa Malhada Grande: 2 exs. (38,7 mm e 43,5 mm CP) DIAF.

Probolodus heterostomus - MNRJ 15363; Brasil, Macabuzinho, rio Macabu: 1 ex. (70,0 mm CP) DIAF.

Prochilodus margravii - MNRJ 14208; Brasil, Paraná, Porto Rico, rio Paraná: 2 exs. (52,8 mm e 56,6 mm CP) DIAF.

Pyrrhulina laeta - D. UERJ 32; (sem dados): 1 ex. (50,2 mm CP) DIAF.

Rachoviscus crassiceps - D. UERJ 42; Brasil, Bahia, Ilhéus: 1 ex. (32,7 mm CP) DIAF.

Rhabdalestes maunensis - MNRJ 13409; Namibia, Okavango System: 2 exs. (42,3 mm e 43,0 mm CP) DIAF.

Rhaphiodon vulpinus - MNRJ 13857; Brasil, Mato Grosso, rio Paraguai: 1 ex. (450 mm CP) DIS.

Rhaphiodon vulpinus - MNRJ 14362; Brasil, Amazonas, Manaus: 1 ex. (239 mm CP) DIS.

Roeboides myersi - MNRJ 14552; Brasil, Maranhão, lagoa Malhada Grande: 1 ex. (146 mm CP) DIS.

Roeboides xenodon - MNRJ 14227; Brasil, Minas Gerais, Mocambinho: 2 exs. (65,5 mm e 68,7 mm CP) DIAF.

Salminus brasiliensis - D. UERJ 36; (sem dados): 1 ex. (64,6 mm CP) DIAF.

Serrasalmus brandtii - MNRJ 14224; Brasil, Minas Gerais, rio Jequitinhonha: 2 exs. (29,8 mm e 46,5 mm CP) DIAF.

Tetragonopterus chalceus - MNRJ 14210; Brasil, Minas Gerais, Mocambinho, rio São Francisco: 2 exs. (45,5 mm e 77,8 mm CP) DIAF.

Thoracocharax securis - MNRJ 14209; Brasil, Amazonas, Humaitá: 2 exs. (49,2 mm e 49,4 mm CP) DIAF.

Triportheus guentheri - MNRJ 14219; Brasil, Minas Gerais, Mocambinho, rio São Francisco: 2 exs. (69,6 mm e 77,3 mm CP) DIAF.

Vesicatrux tegatus - D. UERJ 40; (sem dados): 1 ex. (24,2 mm CP) DIAF.

-Grupo-interno:

- *Erythrinus erythrinus*:

MNRJ 4012; Perú, Pevás: 2 exs. (73,6 mm e 88,1 mm CP) ES.

MNRJ 4145; Brasil, Espírito Santo: 1 ex. (122 mm CP) ES.

MNRJ 4378; Brasil, Bahia, Ilhéus: 2 exs. (94,5 mm e 118 mm CP) ES; 1 ex. (111 mm CP) DIAF.

MNRJ 4379; Brasil, Bahia, Ilhéus: 2 exs. (84,1 mm e 95,9 mm CP) ES.

MNRJ 5313; Brasil, Espírito Santo: 4 exs. (80,2 mm - 90,0 mm CP) ES.

MNRJ 13455; Brasil, Roraima, Piracolina, Vilhena: 3 exs. (39,0 mm - 46,2 mm CP) ES; 1 ex. (47,4 mm CP) DIAF.

MNRJ 14081; Brasil, Espírito Santo, Município de Serra: 2 exs. (49,9 mm e 65,3 mm CP) ES.

MNRJ 14085; Brasil, Amazonas, lago de Borba: 1 ex. (50,0 mm CP) ES.

MNRJ 14087; Brasil, Espírito Santo, Parque Sooretama: 3 exs. (59,6 mm - 60,0 mm CP) ES.

MNRJ 14089; Brasil, Espírito Santo, Vale do Itaúna, Ribeirão do Engano: 2 exs. (86,6 mm e 98,2 mm CP) ES; 1 ex. (94,0 mm CP) DIS.

MNRJ 14128; Brasil, Espírito Santo, Parque Sooretama: 1 ex. (75,5 mm CP) ES.

MNRJ 14741; Brasil, Amazonas, Humaitá, Igarapé Banheiro: 2 exs. (39,9 mm e 52,3 mm CP) ES.; 1 ex. (66,6 mm CP) DIAF.

AO. UERJ 65; (sem dados): 2 crânios (29,8 mm e 30,0 mm CC) BD.

MNRJ 15041; Brasil, Acre, Manoel Urbano, rio Purus: 1ex. (125 mm CP) ES; 1 ex. (120mm CP) DIS.

-Hoplerythrinus unitaeniatus:

MNRJ 1138; Brasil, rio Januari: 2 exs. (150 mm e 170 mm CP) ES.

MNRJ 2778; Brasil, Mato Grosso, Salobra: 2 exs. (143 mm e 193 mm CP) ES; 1 ex. (199 mm CP) DIS.

MNRJ 4618; Brasil, Rio de Janeiro, Baixada Fluminense: 1 ex. (111 mm CP) ES.

MNRJ 4792; Brasil, Amazonas, Borba: 1 ex. (196 mm CP) ES.

MNRJ 8948; Brasil, Pará, rio Cachimbo: 2 exs. (144 mm e 150 mm CP) ES.

MNRJ 13486; Brasil, Pará, rio Cachimbo: 4 exs. (37,2 mm; 55,3 mm; 58,0 mm; 40,0 mm CP) DIAF.

MNRJ 13862; Brasil, Rio de Janeiro, lagoa Juturnaíba: 3 exs. (190 mm - 251 mm CP) ES.

MNRJ 14140; Brasil, Minas Gerais, lagoa Carioca: 2 exs. (196 mm e 206 mm CP) DIS; 1 ex. (195 mm CP) ES.

MNRJ 14141; Brasil, Mato Grosso, Cáceres, Porto Esperidião: 5 exs. (15,2 mm - 35,6 mm CP) ES.

MNRJ 14143; Bolívia, San Pedro: 1 ex. (135 mm CP) ES.

MNRJ 14145; Brasil, Rio de Janeiro, Campos, lagoa Feia: 1 ex. (135 mm CP) ES.

MNRJ 14146; Brasil, Espírito Santo, Parque Sooretama: 2 exs. (100 mm e 126 mm CP) ES.

MNRJ 14147; Brasil, Pará, rio Cachimbo: 4 exs. (54,4 mm - 61,5 mm CP) ES.

MNRJ 14148; Brasil, Espírito Santo, Linhares, lagoa Jupuranã: 3 exs. (72,2 mm - 141 mm CP) ES.

MNRJ 14149; Brasil, Pará, Cachimbo: 3 exs. (55,4 mm - 72,3 mm CP) ES.

MNRJ 14150; Brasil, Maranhão, lagoa Malhada Grande: 2 exs. (160 mm e 185 mm CP) DIS; 1 ex. (190 mm CP) ES.

MNRJ 14151; Brasil, Rio de Janeiro, Macaé: 7 exs. (115 mm - 160 mm CP) ES.

MNRJ 14153; Brasil, Minas Gerais, Vale do Rio Doce, lagoa Dão Helvécio: 2 exs. (221 mm e 221 mm CP) ES.

MNRJ 14154; Brasil, Maranhão, lagoa Açú: 2 exs. (200 mm e 210 mm CP) ES.

MNRJ 15039; Brasil, Amapá, Macapá: 1 ex. (142 mm CP) ES.

MNRJ 15040; Brasil, Amapá, Macapá: 2 exs. (110 mm e 115 mm CP) ES.

AO. UERJ 66; Brasil, Minas Gerais, Vale do Rio Doce, lagoa Carioca: 1 crânio (46,2 mm CC) BD.

AO. UERJ 67; Brasil, Minas Gerais, Vale do Rio Doce, lagoa Carioca: 1 crânio (59,3 mm CC) BD.

AO. UERJ 68; Brasil, Minas Gerais, Vale do Rio Doce, lagoa Carioca: 1 crânio (60,0 mm CC) BD.

O. DBAV. UERJ 1430; Brasil, Minas Gerais, Vale do Rio Doce, lagoa Carioca: 1 ex. (155 mm CP) DIS.

- *Hoplias lacerdae*:

MNRJ 211 (Holótipo); Brasil, São Paulo, Iporanga, rio Ribeira de Iguape: (750 mm CP) ES.

MNRJ 14920 (sem dados): 1 ex. (142 mm CC); exemplar desarticulado, conservado em via seca.

MNRJ 11217; Brasil, São Paulo, rio Ribeira de Iguape: 1 ex. (420 mm CP) ES.

MNRJ 14175; Brasil, Minas Gerais, Itaracambu, rio São Francisco: 1 ex. (45,7 mm CP) DIAF

MNRJ 14176; Brasil, Minas Gerais, Itaracambu, rio São Francisco: 1 ex. (91,1 mm CP) DIS.

MNRJ 14079; Brasil, Roraima: 2 exs. (241 mm e 224 mm CP) ES.

MNRJ 14080; Brasil, Bahia, rio Uruatumbã: 1 ex. (87,1 mm CP) DIAF; 4 exs. (84,8 mm - 150 mm CP) ES.

MNRJ 15065; Brasil, Amazonas: 1 ex. (195 mm CP) DIS.

-Hoplias macrophthalmus:

MZUSP 4285; Guiana Francesa, rio Sinnamary: 3 exs. (143 mm - 139 mm CP) ES.

MZUSP 41513; Suriname: 2 exs. (135 mm e 140 mm CP) ES.

MNRJ 15519; Brasil, Goiás, Minaçú, alto rio Tocantins, A.H.E. Serra da Mesa: 1 ex. (40,1 mm CP) DIAF.

MNRJ 15520; Brasil, Goiás, Cavalcante, Bacia do rio Tocantins / foz do rio Bagagem: 1 ex. (153 mm CP) DIS; 1 ex. (144 mm CP) ES.

-Hoplias malabaricus:

D. UERJ 31; Brasil, Rio de Janeiro, Mangaratiba: 2 exs. (48,8 mm e 52,2 mm CP) DIAF.

D. UERJ 47; Brasil, Rio de Janeiro, Mangaratiba: 1 ex. (112 mm CP) DIAF.

MNRJ 12586; Brasil, Goiás, Alto Tocantins: 1 ex. (55,6 mm CP) DIAF; 3 exs. (16,6 mm - 125 mm CP) ES.

MNRJ 12898; Brasil, Goiás, rio Tocantins: 3 exs. (60,7 mm - 97,8 mm CP) ES.

MNRJ 13023; Brasil, Goiás, Minaçú, bacia do rio Tocantins: 4 exs. (25,4 mm - 59,9 mm CP) DIS.

MNRJ 14129; Brasil, Maranhão, lagoa Malhada Grande: 4 exs. (68,7 mm - 265 mm CP) ES.

MNRJ 14130; Brasil, Minas Gerais, Vale do Rio Doce, lagoa Carioca: 1 ex. (315 mm CP) DIS; 1 ex. (254 mm CP) ES.

MNRJ 14131; Brasil, Amapá, rio Aborema: 1ex. (341 mm CP) DIS; 12 exs. (140 mm - 344 mm CP) ES.

MNRJ 14132; Brasil, Amazonas, Borba: 9 exs. (82,3 mm - 191 mm CP) ES.

MNRJ 14133; Brasil, Rio de Janeiro, Silva Jardim, lagoa Juturnaíba: 3 exs. (35,1 mm; 38,1 mm; 55,4 mm CP) DIAF.

MNRJ 14134; Brasil, Espírito Santo, lagoa Juparanã: 3 exs. (42,0 mm - 136 mm CP) ES.

MNRJ 14135; Brasil, São Paulo, Botucatu, represa do rio Pardo: 3 exs. (13,3 mm; 16,2 mm; 36,4 mm CP) DIAF.

MNRJ 14137; Brasil, Roraima, São João da Baliza, alto rio Jatapú: 4 exs. (206 mm - 298 mm CP) ES.

MNRJ 14139; Brasil, Espírito Santo, Parque Sooretama: 1 ex. (148 mm CP) ES.

MNRJ 14144; Bolívia, San Pedro: 1 ex. (69,5 mm CP) ES.

MNRJ 14142; Brasil, Mato Grosso, Cáceres: 9 exs. (32,1 mm - 80,0 mm CP) ES.

AO. UERJ 73; Brasil, Niterói, Itaipuaçu, Canto do Francês: 1 crânio (91,2 mm CC) Limpeza por fervura em água.

AO. UERJ 69; Brasil, Minas Gerais, Vale do Rio Doce, Lagoa Carioca: 1 crânio (63,6 mm CC) BD.

AO. UERJ 70; Brasil, Minas Gerais, Vale do Rio Doce, Lagoa Carioca: 1 crânio (71,3 mm CC) BD.

AO. UERJ 71; Brasil, Minas Gerais, Vale do Rio Doce, Lagoa Carioca: 1 crânio (77,2 mm CC) BD.

D. UERJ 48; Brasil, Rio de Janeiro, Mangaratiba: 1 crânio e cintura escapular (16 mm CC) DIAF.

O. DBAV. UERJ 1431; Brasil, Minas Gerais, Vale do Rio Doce, Lagoa Carioca: 1 ex. (224 mm CP) DIS.

-Hoplias microlepis:

FMNH 79004; Equador, rio Palenque: 3 ex. (150 mm CP) ES.

MZUSP 47931; Panamá, Veraguas: 1 ex. (154 mm CP) ES.

4. RESULTADOS

A seguir são apresentados os resultados das análises das sinapomorfias e dos “caracteres diagnósticos” (em um senso fenético) previamente propostos na bibliografia, assim como novas evidências do monofiletismo dos Erythrinidae obtidas durante o presente trabalho. Após a discussão das sinapomorfias, são relacionados os estados de caracteres que se mostraram ambíguos e algumas “não-evidências” ocasionalmente propostas como características exclusivas dos eritrinídeos, que acabaram sendo diagnosticadas no presente estudo como plesiomorfias, estados de caracteres não-aplicáveis e erroneamente propostos.

Com o objetivo de facilitar a citação na discussão, cada grupo de caracteres é identificado com uma letra precedida por numeração em subscrito, relacionada a cada caráter dentro do respectivo grupo (S_n para sinapomorfias; P_n para estados de caráter plesiomórficos; N_n para estados de caráter não-aplicáveis; E_n para estados de caráter equivocadamente propostos). A sequência de descrição das estruturas osteológicas segue Castro (1984), deixando as descrições de musculatura por último. Para cada caráter, a condição apomórfica para Erythrinidae é apresentada primeiro, seguida da descrição da condição encontrada no seu grupo externo.

4.1) Evidências do monofiletismo dos Erythrinidae

S₁. Superfície ventral do mesetmóide formando a figura de um “V” invertido (figura 7).

Nos Erythrinidae, a superfície ventral do mesetmóide possui dois processos que se prolongam em direção póstero-lateral, formando áreas de articulação com a extremidade do espinho do maxilar e com o palatino. Estes dois prolongamentos são unidos em sua base, formando a figura de um “V” invertido.

Este formato do mesetmóide dos Erythrinidae não foi encontrado em qualquer outro representante de Characiphysi examinado no presente estudo (e também em *Xenocharax* (Daget, 1960:45), *Diplomystes* (Arratia, 1987:22), *Clarotes*, *Trichogenis*, *Platyglanis* e *Leptoglanis* (Pinna, 1993:325-335), *Rhabdolichops* e *Eigenmania* (Mago-Leccia, 1978:55 e 59). Exames desse caráter nos demais Ostariophysi (Gonorynchiformes e Cypriniformes) foram desnecessários, já que o mesetmóide dos representantes destes grupos não se expande antero-ventralmente ao rostro, como nos Characiformes.

A superfície ventral do mesetmóide em *Lebiasina* é expandida transversalmente, mas plana (sem formar um ângulo central), assim como nos demais Lebiasinidae. Os representantes de Ctenoluciidae e Hepsetidae não possuem prolongamentos ventrais. O formato da superfície ventral do mesetmóide nos representantes de Erythrinidae é único dentre os Ostariophysi, sendo portanto suposto como um caráter sinapomórfico para essa família.

S₂. Ramo parietal do canal sensorial cefálico supra-orbital estendendo-se desde a área pós-orbital do frontal até o parietal (figura 8).

Nos Erythrinidae, a porção supra-orbital do canal sensorial cefálico alcança e se estende pela superfície do parietal.

Esta condição também ocorre em diversos outros representantes de Ostariophysi (Greenwood *et al.*, 1966:382), como em *Diplomystes* (considerada por Arratia (1987:108) como “condição primitiva” para Siluriformes); em *Xenocharax* (Daget, 1960:43); nos Cypriniformes *Engraulicypris* (Howes, 1980:149) e em *Danio* (observação pessoal).

Weitzman (1962:45), Buckup (1991:217) e Lucena (1993:38) consideraram a presença de uma extensão do canal sensorial supra-orbital no parietal uma plesiomorfia para Characiformes.

Os representantes de Ctenoluciidae, Lebiasinidae e Hepsetidae não possuem a extensão do canal sensorial supra-orbital no parietal. Lucena (1993:73, caráter 18), considerou a presença desse canal sensorial no parietal uma sinapomorfia para Erythrinidae, apesar de não fazer referências às condições similares desse caráter nos demais grupos de Characiformes, e de desconhecer o estado do caráter em *Hepsetus*, *Lebiasina* e *Ctenolucius*. Vari (1995:16), em suas hipóteses sobre as inter-relações filogenéticas suprafamiliares para Ctenoluciidae, Erythrinidae, Hepsetidae e Lebiasinidae (figura 4), considerou a ausência (perda) do canal sensorial no parietal como sinapomorfia para esse grupo, e a presença do referido canal nos Erythrinidae como uma “aquisição secundária” dessa estrutura.

S₃. Primeiro osso infra-orbital bifurcado anteriormente, com o processo medial portando um segmento do canal sensorial infra-orbital (figuras 8 e 10).

Segundo Vari (1995:10), “O primeiro infra-orbital expandido dos Erythrinidae apresenta um processo anterior extendendo-se ventralmente às narinas posteriores, e um largo processo medial que se projeta ao longo da superfície anterior da asa ventral do etmóide lateral. Juntos, os dois processos emolduram as porções ventral e posterior da cápsula nasal. Este formato do primeiro infra-orbital é desconhecido em qualquer outro representante de Characiformes, e é diagnóstico para a família Erythrinidae”.

De fato, o primeiro infra-orbital bifurcado dos Erythrinidae é singular dentre todos os Characiformes, mas mostra alguma semelhança anatômica com o primeiro infra-orbital dos representantes de *Ctenolucius*. Nos exemplares de *C. beani* examinados (e em *C. hujeta*, conforme Vari, *op. cit.*:9), o primeiro infra-orbital também apresenta um processo anterior e outro medial (figura 9). Portanto, a descrição dessa estrutura apresentada por Vari pode sugerir uma sinapomorfia para Erythrinidae mais *Ctenolucius* (com posterior reversão do caráter no ancestral dos representantes de *Boulengerella*), ou o surgimento independente desse caráter em Erythrinidae e em *Ctenolucius* (hipóteses que seriam igualmente parcimoniosas, a partir do cladograma de Vari (1995), figura 4).

A seguir é apresentada uma descrição mais detalhada do primeiro osso infra-orbital nesses táxons, com o objetivo de distinguir as diferentes origens desse caráter em Erythrinidae e Ctenoluciidae:

Nos representantes de *Ctenolucius* examinados, o primeiro infra-orbital emite dois processos divergentes anteriores que, juntamente com o supra-orbital, delimitam a abertura posterior da cápsula nasal (figura 9). O ângulo formado entre esses dois processos é sempre obtuso. O processo anterior é longo e delimita a moldura ventral das narinas. Já o processo medial é mais curto e largo que o processo anterior, articulando-se com o osso supra-orbital por meio de estruturas de encaixe complexas. O canal sensorial infra-orbital (vindo da lâmina óssea do primeiro infra-orbital) dirige-se para o processo anterior, acompanhando toda a lâmina óssea até a sua extremidade, onde é exteriorizado. Não há sinais de um canal sensorial no processo medial.

Nos representantes de *Boulengerella*, a bifurcação do primeiro infra-orbital é pouco pronunciada (com variações intragenéricas marcantes), mas a disposição dos canais sensoriais e o padrão de articulação desse osso com o supra-orbital é muito semelhante ao de *Ctenolucius*.

Nos representantes de Erythrinidae, o processo anterior do primeiro infra-orbital é bastante reduzido, e não apresenta um segmento do canal sensorial infra-orbital. Por outro lado, o processo medial é bem mais largo e longo que o anterior, comportando e exteriorizando um segmento do canal sensorial infra-orbital em sua extremidade distal. Também diferente de Ctenoluciidae, o ângulo formado entre os dois processos é sempre agudo, e o processo medial articula-se com o osso nasal.

Gregory & Conrad (1938:331 e 336) apresentaram ilustrações de *Alestes* com o primeiro elemento da série infra-orbital bifurcado anteriormente. Infelizmente, não foi possível conferir os dados destes autores, já que estes não identificaram a espécie (ou espécies) por eles representada(s). De qualquer

modo, *Alestes* (ao menos as espécies que compõem esse gênero possivelmente parafilético) parece estar mais proximamente relacionado a táxons com o primeiro osso da série infra-orbital não bifurcado anteriormente, como *Bryconaethiops* e *Hydrocynus* (Vari, 1979:341-342), e a suposta bifurcação do primeiro infra-orbital em representantes deste grupo deve ser interpretada como não homóloga à apresentada pelos Erythrinidae.

Portanto, o primeiro infra-orbital bifurcado anteriormente (com o processo medial portando um segmento do canal sensorial infra-orbital) pode ser proposto como uma sinapomorfia para Erythrinidae.

Alguns especialistas discutiram a existência de um antorbital em Erythrinidae como um elemento “fusionado” ao primeiro infra-orbital (esta co-ossificação poderia formar a figura de “forquilha” típica do primeiro infra-orbital dos eritrínídeos): Weitzman (1964:141) propôs que o antorbital em “Erythrininae” poderia estar “fusionado” com o primeiro infra-orbital ou ausente. Roberts (1969:419) afirmou que o antorbital (ao menos como um elemento separado) está ausente em *Hoplias*. Vari (1995:9) verificou que não há indicação dessa ossificação mesmo em Erythrinidae jovens (22.8 - 36.2 mm CP). A ossificação antorbital também não foi encontrada em indivíduos jovens de Erythrinidae (a partir de 13.3 mm CP (MNRJ 14135)) examinados no presente estudo. Além disso, o processo medial do primeiro infra-orbital dos Erythrinidae (que ocupa a posição topográfica do antorbital) conduz o segmento anterior do canal sensorial infra-orbital. Como em Characiformes o antorbital não está associado ao sistema de canais látero-sensoriais cefálicos (Weitzman, 1962:31; Corrêa e Castro, 1984:30), está afastada a possibilidade de existência do antorbital como um elemento co-ossificado com o primeiro infra-orbital em Erythrinidae.

S₄. Primeiro osso da série infra-orbita extendendo-se por baixo do nasal e sobre a superfície anterior da asa ventral do etmóide lateral (figuras 8 e 10).

Nos Erythrinidae, a extensão do processo medial do primeiro infra-orbital (*sensu* Vari, 1995:10) expande-se por baixo do nasal, formando uma lâmina que se interpõe à cápsula nasal e à superfície anterior da asa ventral do etmóide lateral.

Nos representantes do gênero *Hoplias* e *Erythrinus*, a lâmina do primeiro infra-orbital articula-se frouxamente com a superfície inferior do nasal e com a superfície anterior da asa ventral do etmóide lateral (em *Erythrinus* essa articulação é mais limitada). Em *Hoplerythrinus*, o processo medial é fortemente aderido aos ossos que formam as paredes da cápsula nasal, impedindo qualquer tipo de movimento dessa estrutura.

O primeiro infra-orbital em Characiformes geralmente articula-se com a ossificação antorbital, como em *Xenocharax* (Vari, 1979:296). Em alguns casos, o primeiro infra-orbital faz contato com o supra-orbital (como em Ctenoluciidae; figura 9) ou com o supra-orbital e o antorbital (como em *Hepsetus*; figura 12).

O estado do caráter registrado em Erythrinidae não foi encontrado nos demais Characiformes, Cypriniformes, Siluriformes ou Gymnotiformes examinados (e consultados na bibliografia), podendo ser suposto como uma sinapomorfia para essa família.

S₅. Redução da porção lamelar do primeiro infra-orbital (figuras 8 e 10).

Nos Erythrinidae, a aba óssea do primeiro infra-orbital é muito reduzida em comparação com a dos demais elementos da série circum-orbital. Assim, o

primeiro infra-orbital é constituído praticamente por um tubo ósseo por onde passa o canal sensorial infra-orbital.

Segundo Fink & Fink (1981:315 e 319), nos representantes “primitivos” de Gonorynchiformes, Cypriniformes e Characiformes, os ossos infra-orbitais se apresentam como placas ósseas bem desenvolvidas. Howes (1980:157) também pressupôs que esta seja a condição ancestral dos “Cyprinids” (Cypriniformes).

Nos Siluriformes e Gymnotiformes, todos os componentes da série infra-orbital estão geralmente restritos a tubos ósseos, como em *Diplomystes* (Fink & Fink, *op.cit.*:316) e em Apterodontidae, Rhamphichthyidae e Hypopomidae (Mago-Leccia, 1994:16 e 131). Segundo Pinna (1993:123; baseado em Fink & Fink, *op.cit.*:302 e 315), lâminas ósseas dos infra-orbitais de formato tubular (considerando todos os elementos da série infra-orbital) representam uma sinapomorfia para Siluromorphi (Siluriformes + Gymnotiformes, *sensu* Pinna, *op.cit.*).

Primeiros infra-orbitais com a porção laminar reduzida ocorrem também em outros representantes de Characiformes, como em *Serrasalmus elongatus* (Machado-Allison, 1986:60) e *Serrasalmus rhombeus*; *Rhaphiodon vulpinus*, *Hydrolycus pectoralis* e *Cynodon gibbus*; algumas espécies de *Charax* (Lucena, 1985:128-133); *Cynopotamus amazonus*; *Acestrocephalus sardina*; certas espécies de *Oligosarcus* e *Paroligosarcus* (registrado por Menezes, 1969:81, 83 e 84 em *O. hepsetus*, *O. jenynsii* e *Paroligosarcus pintoi*); em *Aphyocharax pusillus* (Uj, 1990: figura 13-f) e *Aphyocharax paraguayensis*; em alguns representantes de “Tetragonopterinae” (*sensu* Géry, 1977), como *Pseudochalceus kyburzi* (Schultz, 1966:29), *Hollandichtys*, *Gymnocorymbus thayeri* (Weitzman & Fink, 1983:393), *Hemigrammus rhodostomus*, *Vesicatrus tegatus* e alguns “Cheirodontinae”, como

Othnocheirodus (Géry, 1977:562), "*Cheirodon*" (ilustração de Gregory & Conrad, 1938:326) e *Cheirodon piaba*.

De todos os representantes de Serrasalminae examinados neste trabalho (e através de dados bibliográficos), *Serrasalmus rhombeus* e *Serrasalmus elongatus* são os únicos com as abas do primeiro infra-orbital reduzidas. Machado-Allison (1986:59 e 64) considerou os infra-orbitais expandidos como sendo uma condição plesiomórfica para esse grupo. Além disso, mesmo hipóteses divergentes sobre as inter-relações filogenéticas dos Serrasalminae sempre sugerem táxons com as abas dos infra-orbitais bem desenvolvidas como os mais proximamente relacionados à esse grupo, como Myleinae, Bryconinae, *Triportheus* e também *Bryconops* (Machado-Allison, 1983:174 à 178; Lucena, 1993:104, 111 e 112).

O afilamento do primeiro infra-orbital em Cynodontini (*sensu* Howes, 1976) parece estar relacionado à extrema inclinação superior da boca dos representantes desse grupo, deixando pouco espaço entre o maxilar e a órbita para ser ocupado pelo primeiro infra-orbital. Além disso, *Rhaphiodon*, *Hydrolycus* e *Cynodon* são mais proximamente relacionados a táxons que possuem o primeiro infra-orbital tipicamente laminar (Howes, *op.cit* :239; Lucena, *op.cit* :111). O mesmo pode ser pressuposto para alguns Cynopotaminae (*sensu* Menezes, 1976) e algumas espécies do gênero *Charax*. Nestes, há uma grande variação morfológica do primeiro infra-orbital dentre as espécies representantes (conforme as ilustrações de Menezes, 1976:60 e Lucena, 1993:128-133), possivelmente associada ao posicionamento oblíquo da boca nesses peixes. Além disso, não há evidências que indiquem uma relação próxima dos Cynopotaminae com os Erythrinidae (Lucena, *op.cit* :121).

Menezes (1969:81, 83 e 84) ilustrou o crânio de algumas espécies de *Oligosarcus* que possuem o primeiro infra-orbital tubular, como é o caso de *O. hepsetus*, *O. jenynsii* e também *Paroligosarcus pintoii*. Entretanto, *Oligosarcus* e seus gêneros associados são freqüentemente relacionados a táxons com o primeiro infra-orbital tipicamente laminar, como *Exodon paradoxus* (Lucena, 1993:101-102), ou a *Bryconops* e *Brycon* (Buckup, 1991:229). Menezes (1988:296) considerou *Oligosarcus* um grupo bastante relacionado filogeneticamente à alguns "Tetragonopterinae", em particular ao gênero *Astyanax*, que possui a aba óssea do primeiro infra-orbital expandida.

Apesar do registro de lâminas do primeiro infra-orbital estreitas em duas espécies de *Aphyocharax*, em *A. cf. rubripinnis* estas ossificações apresentam abas ósseas alargadas. Além disso, em *Phenacogaster* (grupo-irmão de *Aphyocharax* segundo Lucena, 1993:121) as abas ósseas do primeiro infra-orbital são largas. Já que grande parte dos táxons próximos de *Aphyocharax* mais *Phenacogaster* (relacionados no cladograma de Lucena *op.cit.*) possuem este osso alargado, sugere-se que a redução da lâmina óssea do primeiro infra-orbital em algumas espécies de *Aphyocharax* seja uma especialização nesse grupo.

Ainda não se conhecem as inter-relações filogenéticas dos representantes de *Pseudochalceus* e *Hollandichthys* (gêneros possivelmente relacionados segundo Schultz, 1966:26 e Géry, 1972: 942 e 1977:415). Entretanto, é possível que estejam próximos aos "Tetragonopterinae" *Astyanax* (hipótese de Géry, 1977:411), que geralmente possuem o primeiro infra-orbital expandido. Além disso, a largura do primeiro infra-orbital parece variar inter-especificamente nesse grupo: Géry (1972:936) apresentou uma ilustração da cabeça de *Pseudochalceus longianalis*, onde essa lâmina óssea é relativamente expandida.

Supõe-se que a redução das abas ósseas do primeiro infra-orbital tenha ocorrido de forma independente nos demais “Tetragonopterinae” e “Cheirodontinae” mencionados, já que não são conhecidas sinapomorfias que corroborem inter-relações filogenéticas estreitas entre esses táxons e Erythrinidae (ver Buckup, 1991:229; Lucena, 1993:121). Além disso, para reconhecer o estado do caráter em “Tetragonopterinae” e “Cheirodontinae” como condição homóloga à dos Erythrinidae seria necessário aceitar a ocorrência de múltiplas perdas (de acordo com o cladograma de Lucena (1993) (figura 3)). Esta hipótese é menos parcimoniosa que a do surgimento independente desse caráter em cada um desses grupos.

Em Lebiasinidae, Ctenoluciidae e Hepsetidae, o primeiro osso infra-orbital apresenta-se sob a forma laminar, com a expansão óssea bem desenvolvida. De acordo com as hipóteses de Vari (1995) (figura 4) para as relações filogenéticas entre Lebiasinidae, Hepsetidae, Erythrinidae e Ctenoluciidae, propõe-se que a redução da expansão lamelar do primeiro infra-orbital seja uma sinapomorfia para Erythrinidae.

S₆. Ausência do osso supra-orbital (figura 8).

Os Erythrinidae não possuem osso supra-orbital.

A presença de um supra-orbital tem sido considerada por muitos autores uma condição “primitiva” (ou plesiomórfica, nos trabalhos mais atuais) para Gonorynchiformes, Cypriniformes e Characiformes (Fink & Fink, 1981:315; Weitzman, 1962:47; Roberts, 1969:418; Vari, 1979:301; Vari, 1995:10).

Além dos Erythrinidae, diversos outros grupos de Characiformes não possuem um supra-orbital. Essa perda pode ser considerada uma especialização para Characiformes (Weitzman, 1962:47; Weitzman, 1964:154; Vari, *op.cit.*:10).

Lucena (1993:74, caráter 26) considerou esse estado do caráter uma sinapomorfia para Erythrinidae mais Lebiasinidae. Entretanto, de acordo com as hipóteses de Vari (*op.cit.*:10 e 11), a alternativa mais parcimoniosa (e aceita no presente trabalho) sugere que essa estrutura estava presente nos ancestrais de Hepsetidae, Ctenoluciidae, Lebiasinidae e Erythrinidae, sendo perdida independentemente em Lebiasinidae e novamente em Erythrinidae.

S₇. Presença de um osso laminar supra-opercular (figuras 8 e 11).

A presença de um osso laminar acima do opérculo nos Erythrinidae sempre despertou a atenção de diversos ictiólogos, sendo alvo de discussões a respeito de sua nomenclatura e origem. Esta estrutura foi citada diversas vezes como um possível caráter compartilhado por Erythrinidae e Hepsetidae (Gregory & Conrad, 1938:343; Weitzman, 1964:135; Roberts, 1969:421; Uj, 1990; Vari, 1995:18).

Valenciennes (em Cuvier & Valenciennes, 1846:480) considerou erroneamente o opérculo de *Hoplias* como “subopérculo”, e o osso supra-opercular como “opérculo”. Uma vez retificado o erro de interpretação de Valenciennes (em Weitzman, 1964:133), essa estrutura laminar dos Erythrinidae vem sendo considerada como supraopérculo por alguns autores (Weitzman, 1964:135; Roberts, 1969:421; Menezes, 1976:9; Buckup, 1991:219; Uj, 1990; Lucena, 1993:52), ou como suprapréopérculo por Vari (1995:18).

Menezes (1976:9 e 10) fez a distinção entre “suprapréopérculo” e “supraopérculo”. O primeiro seria apenas uma estrutura tubular ossificada envolvendo o segmento superior do canal supra-opercular (como as identificadas por ele em Cynopotaminae e em muitos outros Characiformes); e a segunda designaria a estrutura laminar encontrada (segundo ele) em Hepsetidae e Erythrinidae.

Fink & Fink (1981:306) consideraram o elemento ósseo supra-pré-opercular um caráter primitivo para Characiformes, registrando sua ocorrência em *Chanos* (Fink & Fink, *op. cit.*:317: figura 8), *Xenocharax* (Fink & Fink, *op. cit.*:318: figura 10) e *Diplomystes* (Fink & Fink, *op. cit.*:318: figura 11). Alexander (1965:128) registrou a ocorrência de um elemento supra-pré-opercular em muitos “bagres”, como em *Clarias*, *Ictalurus*, *Callichrous* (=Ompok) e *Plotosus*.

Vari (1979:297 e 299) considerou a ossificação supra-pré-opercular e seus canais sensoriais associados em *Xenocharax spilurus* uma condição plesiomórfica para caracóides. Nos representantes dessa espécie (ilustrados em Vari, *op. cit.*:296; e em Daget, 1960:43), o suprapréopérculo serve como uma ponte de ligação entre o canal sensorial pré-opercular e o canal sensorial do pterótico. Segundo Vari (*op. cit.*:300), o suprapréopérculo, em sua condição mais simples, é um tubo ósseo se estendendo da abertura dorsal do canal sensorial pré-opercular até o sistema de canais sensoriais do pterótico ou do dermoesfenótico (=sexto infra-orbital). Seguindo essa linha de raciocínio, é oportuno registrar a proposta de Corrêa e Castro & Corrêa e Castro (1987:28) de tradução, para a língua portuguesa, do termo em inglês “supraopercle” de Fink & Fink (1981:306, 317-318) para “pré-opérculo superior”. Esta tradução é coerente com a suposta origem e posição dessa ossificação em diversos Characiformes.

No presente trabalho, exames em *Hepsetus odoe* revelaram que o canal sensorial vindo do pré-opérculo desse peixe atravessa um curto tubo ósseo (interpretado por Roberts (1969:144) como “canal ósseo autógeno do pré-opercular”) e, em seguida, uma lâmina óssea alargada (um “pré-opérculo superior”?) (figura 12 do presente trabalho). Estas estruturas garantem a continuidade do canal sensorial pré-opercular com o canal sensorial do pterótico, em um arranjo semelhante ao encontrado em *Xenocharax* e nos demais Characiformes examinados (e também em outros Ostariophysi como *Kneria*, e através da bibliografia, *Chanos* e *Diplomystes*).

Nos Erythrinidae, a distribuição dos canais sensoriais da lâmina óssea supra-opercular é diferente das apresentadas por qualquer outro representante de Ostariophysi examinado no presente trabalho (ou através de registros bibliográficos). Em *Erythrinus*, *Hoplerythrinus* e *Hoplias*, os canais sensoriais da placa óssea supra-opercular (quando visíveis na superfície desse osso) chegam diretamente do extra-escapular, penetrando na borda superior da placa supra-opercular. Em *Hoplias macrophthalmus*, esses canais sensoriais penetram profundamente na placa supra-opercular, ramificando-se muito e exteriorizando-se por toda a superfície desse osso. Hoedeman (1950:84 e 86) registrou dois poros dos canais sensoriais cefálicos se abrindo no “dermoesfenótico 3” (=supraopérculo) de *Pseuderythrinus* (=Hoplerythrinus) que, segundo ele, não fazem contato com qualquer sistema de canais sensoriais cefálicos da série infra-orbital nem do supraopérculo (*error pró* pré-opérculo?). Concordando com as observações de Hoedeman (*op. cit.*), verificou-se que não há ligação dos canais infra-orbitais e pré-operculares com o supraopérculo em Erythrinidae. Nos representantes desta família, o canal sensorial do pré-opérculo termina próximo à

borda posterior da série infraorbital, ou em uma reentrância na borda posterior do quinto infra-orbital (típico em *Erythrinus* e *Hoplerythrinus*, ilustrado em Gregory & Conrad, 1938:346). Em todos os casos, o canal sensorial pré-opercular nunca penetra na placa supra-opercular.

Através dessas observações, pressupõe-se que a placa óssea laminar supra-opercular dos Erythrinidae seja originada independentemente do canal pré-opercular, surgindo a partir da região da borda lateral distal do extra-escapular. Isto pode ser verificado pelo sentido dos canais sensoriais que chegam do extra-escapular e penetram no supraopérculo, e também pelas linhas de crescimento encontradas neste osso laminar. Examinando exemplares jovens diafanizados e corados de *Hoplerythrinus unitaeniatus* (15,2 mm; 35,6 mm CP (MNRJ14141)), de *Erythrinus erythrinus* (47,4 mm CP (MNRJ13455)) e de pós-larvas de *Hoplias malabaricus* (13,3 mm e 16,2 mm CP (MNRJ14135), relativo ao estágio 11 de Matkovic & Pisanó (1989b:577)), observou-se que a formação da lâmina supra-opercular dos Erythrinidae tem início junto à ossificação extra-escapular, extendendo-se progressivamente em direção à borda superior do opérculo.

Em relação à nomenclatura osteológica para essa estrutura dos Erythrinidae, a designação mais apropriada seria “supraopérculo”, devido à posição topográfica que ocupa (posição supra-opercular).

Vari (1995:18) considerou este caráter como tendo distribuição ambígua em sua análise filogenética do grupo em questão, e propôs duas hipóteses a respeito dessa ossificação em Erythrinidae: a lâmina supra-pré-opercular estava presente no ancestral de Hepsetidae, Erythrinidae e Ctenoluciidae, sendo secundariamente perdida nesta última família; ou a estrutura foi adquirida independentemente em Hepsetidae e novamente em Erythrinidae. As

observações feitas no presente trabalho corroboram, em parte, a segunda hipótese, considerando o supraopérculo dos Erythrinidae um caráter derivado único deste grupo.

S₈. Maxilar incluído sob a lâmina óssea do terceiro osso da série infra-orbital. (figura 8).

Nos representantes de Erythrinidae, a extremidade distal do maxilar alcança o terceiro osso infra-orbital, ficando guardada sob as lâmina ósseas do segundo e terceiro infra-orbitais (em uma bainha de tecido conjuntivo). Este caráter não foi encontrado nos demais Ostariophysi examinados (exceto em *Lebiasina panamensis* e *L. erythrinoides*) ou consultados através de dados bibliográficos.

Em alguns Characiformes, o maxilar pode alcançar o terceiro osso infra-orbital, como em *Cynopotamus* e *Charax*. Entretanto, isto sempre ocorre através da face externa do segundo e do terceiro infra-orbital, deixando a extremidade distal do maxilar livre (o osso maxilar não fica guardado em uma bainha de tecido conjuntivo sob a aba do terceiro infra-orbital, como nos Erythrinidae).

Weitzman (1964:142) mostrou-se confuso ao descrever esse caráter em Erythrininae (=Erythrinidae) e em Lebiasinini (=Lebiasina), o que o levou a afirmações errôneas sobre o estado do caráter nesses grupos. Segundo ele, “a parte distal do maxilar quase sempre alcança o terceiro infra-orbital em Erythrinidae, sendo externa ao segundo infra-orbital em *Hoplias*, e incluído sob o segundo infra-orbital em *Erythrinus* e *Hoplerythrinus*. Já em *Lebiasina*, o maxilar alcança o terceiro infra-orbital”. Discutindo essas questões de Weitzman, Roberts (1969:415) afirmou que a extremidade distal do maxilar está “normalmente”

incluída sob o segundo infra-orbital em todos os Erythrinidae. Esta afirmação é incoerente com a própria ilustração de Roberts (*op. cit.*:446) do crânio de *Hoplias*, onde é evidente a extensão do maxilar sob o terceiro infra-orbital.

De todas as seis espécies de *Lebiasina* examinadas, apenas *L. panamensis* e *L. erythrinoides* apresentam o estado do caráter similar ao dos Erythrinidae (dos onze exemplares de *L. erythrinoides* analisados, apenas um possui o maxilar levemente incluído sob o terceiro infra-orbital). Nas demais espécies (*L. festae*, *L. uruiensis*, *L. elongata* e *L. bimaculata*), o maxilar pode alcançar o terceiro osso infra-orbital, mas sempre pela superfície externa da sua lâmina óssea (como descrito para *Cynopotamus* e *Charax*). É interessante registrar que na superfície anterior (e externa) do terceiro infra-orbital nestes peixes, há uma leve concavidade onde se aloja a extremidade distal livre do maxilar. Esta concavidade parece estar retida (ainda que rudimentar) em *L. panamensis*, mesmo tendo perdido o seu suposto propósito. Em outros representantes de Lebiasinidae examinados (*Pyrrhulina laeta*, *Copella natereri*, *Copella* sp., *Nannobrycon eques*, *Nannobrycon unifasciatus*, *Nannostomus beckfordi* e *Nannostomus harrisoni* (este último ilustrado por Weitzman, 1964:165)), a extremidade distal do maxilar não alcança o terceiro infra-orbital. Sugere-se, portanto, que a inclusão do osso maxilar sob a aba óssea do terceiro infra-orbital em *L. panamensis* e *L. erythrinoides* tenha ocorrido independentemente nestas espécies dentre os demais representantes de Lebiasinidae e de Erythrinidae. Esta é a alternativa mais parcimoniosa a ser considerada segundo o cladograma de Vari (1995) (figura 4), a respeito das inter-relações filogenéticas suprafamiliares em questão. Portanto, o estado do

caráter apresentado por *Hoplias*, *Hoplerythrinus* e *Erythrinus* pode ser considerado uma sinapomorfia para Erythrinidae.

S₉. Cartilagens duplas na extremidade anterior do basi-hial (figura 13).

Nos Erythrinidae, a cartilagem da extremidade anterior do basi-hial é dupla. Segundo Vari (1995:24), esta é uma condição sinapomórfica para Erythrinidae.

Nos demais representantes de Ostariophysi examinados (e consultados na bibliografia), o basi-hial termina anteriormente em uma única peça cartilaginosa, o que corrobora a hipótese de Vari sobre a condição única e derivada das cartilagens do basi-hial em Erythrinidae.

S₁₀. Presença de um processo laminar horizontal na extremidade anterior do basi-hial (figura 14).

A extremidade anterior do basi-hial dos Erythrinidae possui duas superfícies de articulação côncavas para as duas peças de cartilagem linguais descritas anteriormente, havendo um processo laminar dorsal acima da área de articulação das cartilagens (indicado por uma seta na figura 14). Supõe-se que essa lâmina horizontal impeça que a extremidade anterior da “língua” (sustentada pelas cartilagens duplas anteriormente descritas) seja dobrada para cima quando o peixe engolfa a água ou alimento. Esta morfologia do basi-hial é única dentre todos os Characiformes e demais Ostariophysi examinados, sendo por isso proposta como uma sinapomorfia para Erythrinidae.

S₁₁. Presença de cinco raios branquiostégios.

Os Erythrinidae possuem cinco raios branquiostégios. Foi preciso cautela ao avaliar esse estado do caráter como uma apomorfia ou plesiomorfia para os Erythrinidae, pela variação desordenada do número desses raios dentre os diferentes representantes de Ostariophysi e seus grupos relacionados.

Esox americanus possui de dez a vinte raios branquiostégios (Nelson, 1994:176). Nos Ostariophysi, a contagem desses raios pode variar de três a cinco em Characiformes (Weitzman, 1962:45, Gosline, 1973:766); de três a vinte raios nos Siluriformes (Gosline, *op. cit.*:762; por volta de oito na maioria dos “bagres”, segundo Alexander, 1965:101), de um a cinco raios nos Gonorynchiformes (Howes, 1985:299; de quatro a cinco, segundo Gosline, 1973:762), e no máximo três raios nos Cypriniformes (Gregory, 1933:182; Nelson, 1994:128-130). Os representantes de Gymnotiformes apresentam de quatro a cinco raios branquiostégios (Mago-Leccia, 1978:12; Mago-Leccia, 1994:17- 58).

Segundo Gosline (*op. cit.*: 762), as diferenças no número de raios branquiostégios em Cypriniformes (atuais Otophysi) são de difícil interpretação. Este autor apresentou três possíveis explicações para dessas diferenças: (1ª) o “tipo ancestral cipriniforme” possuiria um número de raios relativamente alto, como nos “bagres”. Isto significaria que o número alto de raios representa a condição plesiomórfica para Ostariophysi, retida em Siluriformes (Gosline, *op.cit.*: 762: figura 1-A); (2ª) o “tipo ancestral cipriniforme” possuiria um número baixo de raios, como nos “caracídeos” (=Characiformes), “gimnotóides” (=Gymnotiformes) e “ciprinóides” (=Cypriniformes), significando que o número baixo de raios representa a condição plesiomórfica para Otophysi, e apomórfica nos Siluriformes (Gosline, *op.cit.*: figura 1-B); (3ª) o “tipo ancestral cipriniforme” possuiria um

número intermediário de raios, e os seus grupos descendentes evoluíram em direções opostas.

Apesar da grande variação no número de raios branquiostégios dentro de cada um dos grupos externos à Characiformes, podemos tomar a situação encontrada em alguns táxons considerados “representantes primitivos de Ostariophysi” como a condição plesiomórfica para cada grupo de ostariofisários (seguindo a metodologia de Fink & Fink, 1981), ao menos para uma análise tentativa da evolução do referido caráter nesse grupo. O gênero *Chanos*, que parece ser grupo irmão de todos os outros Gonorynchiformes (Fink & Fink, *op. cit.*:304) apresenta quatro raios branquiostégios (Howes, 1985:277: figura 2; Nelson, 1994:128); *Opsariichthys*, considerado por Fink & Fink (*op. cit.*:305) um representante “morfologicamente primitivo” de Cypriniformes, possui três raios (Howes, 1980:165), o que parece ser o número máximo de raios branquiostégios em todos os Cypriniformes (Gregory, 1933:182; Nelson, 1994:130); *Xenocharax*, o representante primitivo de todos os demais Characiformes (Fink & Fink, 1981:306) possui quatro raios (Fink & Fink, *op. cit.*:307); *Diplomystes*, o grupo-irmão plesiomórfico dos demais Siluriformes (Fink & Fink, *op. cit.*:308; Arratia, 1987:5 e 82; Pinna, 1993:70 e 267), apresenta de oito a dez raios (Gosline, *op. cit.*:762; Arratia, *op. cit.*:16).

Fink & Fink (*op. cit.*:308 e 309), elegendo um representante “morfologicamente primitivo” de “gimnotóides” (=Gymnotiformes), sugeriram que *Sternopygus* (que possui cinco raios branquiostégios) pode ser considerado o “gimnotóide” morfologicamente mais primitivo, mas não o grupo-irmão de todos os representantes desse grupo. Entretanto, Alves-Gomes *et al.* (1995:299) apresentaram um cladograma tendo *Sternopygus* como grupo-irmão dos demais

Gymnotiformes. Por sua vez, Triques (1993:125) propôs que os representantes de Apterodontidae (com quatro raios branquiostégios) representem o grupo-irmão das demais famílias de Gymnotiformes. Uma quarta alternativa foi apresentada por Albert & Fink (1996:87), que propuseram que Gymnotidae mais Electrophoridae (ambos com quatro raios branquiostégios) formariam o grupo-irmão dos demais Gymnotiformes. Independente das diferentes hipóteses lançadas sobre as inter-relações dos Gymnotiformes, não foi possível (pelo menos em uma análise superficial) determinar a contagem plesiomórfica hipotética de raios branquiostégios neste grupo. Isto porque a variação de quatro a cinco raios ocorre aleatoriamente (ou quase alternadamente) dentro de suas relações intrafamiliares e até mesmo intragenéricas.

Como resultado da discussão acima, pressupõe-se que houve redução dos raios branquiostégios para um número próximo a quatro elementos no ancestral comum de Ostariophysi, com múltiplas variações (aquisições e perdas) independentes em seus subgrupos.

Gosline (1973:766 e 767) supôs a existência de uma relação direta entre a extensão da abertura branquial e o número de raios branquiostégios em ciprinídeos (Cypriniformes), "bagres" (Siluriformes) e gimnotídeos (Gymnotiformes), mas não em caracídeos (Characiformes). Este autor sugeriu que a ausência dessa relação em Characiformes está associada aos métodos (mecanismos biomecânicos) de alimentação de seus diferentes representantes. Esses eventos independentes de perda ou ganho de elementos branquiostégios de acordo com as exigências das estratégias de alimentação das diferentes formas de Characiformes corroboram em parte o postulado de Roberts (1969:398) de que "as repetidas perdas dos raios branquiostégios são um

exemplo de eventos que ocorreram independentemente em vários grupos de caracóides”. Roberts denominou estes caracteres como “caracteres de distribuição irregular ou em mosaico”.

Lucena (1993:73, caráter 70) e Vari (1995:38) consideraram a presença de cinco raios branquiostégios uma sinapomorfia para Erythrinidae, apesar do mesmo número de raios também ocorrer em outros Characiformes, como *Rhaphiodon*, *Cynodon*, *Hydrolycus*, *Crenuchus*, *Characidium*, *Thoracocharax*, *Piaractus nigripinnis* (Roberts, 1969:422), *Colossoma oculus*, *Agoniates* (segundo Géry, 1963:272 *apud* Roberts, 1969:422), *Distichodus langi* (Gregory, 1938:352: figura 33), *Anodus*, *Argonectes* e *Bivibranchia* (Roberts, 1974:420 e 423).

Vari (1995:25-26) propôs que essa condição surgiu independentemente nos referidos Cynodontini (*sensu* Howes, 1976), em *Crenuchus* e nos Erythrinidae. As observações dos representantes de Cynodontini feitas no presente trabalho corroboram as hipóteses de Vari sobre a origem independente desse caráter em *Cynodon* + *Hydrolycus* + *Rhaphiodon* e em Erythrinidae: constatou-se que dos cinco raios branquiostégios, dois surgem do cerato-hial posterior nos Cynodontini, enquanto em Erythrinidae, apenas um raio parte do cerato-hial posterior. Em relação à presença de cinco raios branquiostégios em *Crenuchus* (e em *Characidium*, observação pessoal), Vari (*op.cit.*:26) argumentou que *Crenuchus* “não possui uma série de sinapomorfias significativas que sejam comuns aos Erythrinidae e seus grupos-externos próximos”. De fato, Buckup (1991) não encontrou caracteres suficientes que evidenciem uma relação próxima entre Crenuchidae (incluindo *Crenuchus*, *Characidium* e gêneros relacionados) e Erythrinidae. Além disso, segundo Buckup (comunicação pessoal) o número primitivo de raios branquiostégios em *Characidium* é de quatro elementos.

Dentre os três gêneros da família Gasteropelecidae, apenas *Thoracocharax* apresenta cinco raios branquiostégios, enquanto *Carnegiella* e *Gasteropelecus* possuem quatro raios. Weitzman (1954 e 1960), tentando elucidar as “inter-relações filogenéticas” dos Gasteropelecidae, sugeriu uma origem comum desse grupo com *Astyanax*, *Bryconamericus* e *Brycon*, todos possuindo quatro raios branquiostégios. Segundo Géry (1977:243), os Gasteropelecidae estão mais relacionados aos Characidae, principalmente a certos “tetras” (não especificados por Géry). Apesar das inter-relações filogenéticas dos gasteropelecídeos com os demais Characiformes ainda não estarem completamente elucidadas, não há evidências de que este grupo possa ser proximalmente relacionado aos Erythrinidae ou aos seus grupos-externos próximos.

Segundo Machado-Allison (1986:56), a condição de cinco raios branquiostégios em *Piaractus* e *Colossoma* não é homóloga à dos Erythrinidae, Gasteropelecidae e “Cynodontidae”, pois “nenhum desses grupos está proximalmente relacionado à subfamília Serrasalminae”. Esse autor afirmou ainda que “a condição apresentada por *Colossoma* e *Piaractus* deve ser considerada apomórfica, adquirida independentemente nestes táxons, estando provavelmente relacionada ao aumento da capacidade respiratória destes grandes peixes migradores”.

Roberts (1969:422) registrou a ocorrência de cinco raios branquiostégios em *Agoniatas* (visto por Géry, 1963:272 em *Agoniatas ladigesii*), sendo os dois raios anteriores rudimentares. Segundo o cladograma de Lucena (1993:121), *Cynodon*, *Rhaphiodon* e *Acestrorhynchus* formam o grupo-irmão de *Agoniatas* mais todos os demais Characidae. Dessa forma, reconhecer a condição

encontrada em *Agoniatas* como homóloga à dos Erythrinidae requer aceitar múltiplas perdas nos táxons terminais entre esses grupos. Sem dúvida, o surgimento independente de cinco raios branquiostégios em Erythrinidae e *Agoniatas* é a hipótese mais parcimoniosa a ser considerada, de acordo com o cladograma apresentado por Lucena (1993) (figura 3). O mesmo argumento pode ser utilizado para discutir a não-homologia desse caráter em Erythrinidae e nos Hemiodidae *Anodus*, *Argonectes* e *Bivibranchia*. Segundo o cladograma apresentado por Buckup (1991) (figura 2), Hemiodidae forma o grupo-irmão de Characidae mais o clado composto por Erythrinidae, Hepsetidae, Ctenoluciidae, Lebiasinidae e *Acestrorhynchus*. Novamente, a hipótese de múltiplas perdas desse caráter em todos esses grupos é menos parcimoniosa do que assumir a origem independente desse caráter em Erythrinidae e nos referidos Hemiodidae. Diferente de Erythrinidae, supõe-se que o desenvolvimento de um maior número de raios branquiostégios nos Hemiodidae esteja relacionado à especialização do método de sucção de itens alimentares de proporções diminutas, com a ajuda de uma boca quase sempre protátil e com dentes rudimentares ou ausentes.

Gregory (1938:352: figura 33) apresentou uma ilustração de *Distichodus langi*, registrando cinco raios branquiostégios nesta espécie. A origem independente desse caráter em Erythrinidae e *Distichodus* é mais parcimoniosa do que a hipótese de múltiplas perdas nos diversos grupos de Characiformes, já que Distichodontidae mais Citharinidae formam o grupo-irmão de todos os demais Characiformes (Buckup, 1991) (figura 2). Além disso, *Xenocharax*, o “representante plesiomórfico” dos Characiformes (e obviamente dos Distichodontidae) apresenta apenas quatro raios branquiostégios.

Considerando o estado do caráter em *Xenocharax* como a condição plesiomórfica em Characiformes, e a ocorrência exclusiva de cinco elementos branquiostégios nos eritrinídeos dentre os seus grupos mais proximamente relacionados (Lebiasinidae, Hepsetidae e Ctenoluciidae), propõe-se que este estado do caráter represente uma sinapomorfia para Erythrinidae.

S₁₂. Lâmina do coracóide pouco desenvolvida (figura 15).

Nos Erythrinidae, a lâmina ventral do coracóide é pouco desenvolvida, não alcançando a extremidade anterior do cleitro.

Nos demais Ostariophysi, geralmente a lâmina do coracóide é alongada, alcançando a extremidade do cleitro (excelentes discussões e ilustrações sobre a cintura escapular nesse grupo são encontradas em Starks, 1930; Alexander, 1965; Brosseau, 1976_a e 1976_b; Howes, 1980 e Triques, 1993).

Nos exemplares de Cypriniformes examinados no presente trabalho (ou consultados na bibliografia), a lâmina do coracóide alongada parece ser a condição generalizada. O mesmo pode-se afirmar para Siluriformes, apesar das modificações da cintura escapular apresentadas por muitos dos representantes desse grupo.

Segundo Mago-Leccia (1994:45), com exceção de Hypopomidae, Electrophoridae e Gymnotidae, o processo ventral do coracóide em Gymnotiformes é longo, às vezes alcançando a sínfise do cleitro. De qualquer forma, para reconhecer como homóloga a condição encontrada em Erythrinidae e em alguns Gymnotiformes seria necessário aceitar também a ocorrência de múltiplas reversões, o que é menos parcimonioso que a alternativa de surgimento

independente desse caráter em Erythrinidae e em algumas espécies (ou grupos) de Gymnotiformes.

Weitzman (1964:151), considerou a lâmina do coracóide curta em Erythrinidae um caráter único dentre todos os demais Characiformes. Lucena (1993:73, caráter 84) considerou esse estado do caráter uma sinapomorfia para Erythrinidae. Entretanto, um coracóide similar ao dos eritrinídeos também foi registrado em *Charax tectifer* (Lucena, 1985:135: figura 16-B), *Crenuchus spilurus* (Buckup, 1991:335 e 266). Sendo assim, a condição de sinapomorfia desse caráter para os Erythrinidae precisou ser revista.

Com o objetivo de discutir a condição do coracóide de *Charax* registrada por Lucena (*op. cit.*), foram examinados alguns táxons proximalmente relacionados a este gênero (segundo Lucena, *op. cit.*:121), como *Roebooides*, *Galeocharax*, *Acestrocephalus* e *Cynopotamus*. Nestes “Characinae” (*sensu* Géry, 1977:302), geralmente a extremidade anterior do coracóide é afastada do cleitro, mas não a ponto de sugerir um “coracóide curto” como a condição plesiomórfica para *Charax* e seus grupos relacionados. Além disso, Lucena (*op. cit.* :134) registrou um coracóide longo em *Charax apurensis*, o que sugere uma variação interespecífica do caráter nesse grupo.

Buckup (1991:335 e caráter 53 da pág. 266), registrou um coracóide curto em *Crenuchus spilurus*. Entretanto, alguns exemplares dessa espécie examinados no presente trabalho apresentam a lâmina do coracóide bem desenvolvida, o que pode sugerir uma variação intra-específica do caráter. Além disso, *Characidium* (pertencente a Characidiinae, grupo-irmão de Crenuchinae) apresenta o coracóide alongado.

De qualquer forma, é mais parcimonioso supor que o coracóide curto de *Crenuchus* tenha surgido independentemente de Erythrinidae do que aceitar múltiplas reversões entre seus táxons intermediários (segundo o cladograma de Buckup, 1991:357) (figura 2).

Como em Lebiasinidae, Hepsetidae e Ctenoluciidae (figura 17) a lâmina do coracóide é bem desenvolvida, supõe-se que a redução dessa estrutura represente uma sinapomorfia para Erythrinidae.

S₁₃. Forame escapular delimitado pela escápula, coracóide e cleitro (moldura anterior da escápula ausente) (figura 15).

Em Erythrinidae há um espaçamento entre a escápula, o coracóide e o cleitro, na região do forame escapular. Supõe-se que tenha ocorrido a perda da moldura anterior do forame escapular, usualmente constituída pela margem anterior da escápula nos demais Characiformes (como em *Ctenolucius*, figura 17).

Nos exemplares de *Esox* (Esocae) e *Salmo* (Salmonidae) examinados no presente trabalho, o forame escapular está totalmente incluído na escápula. Esta condição foi também encontrada em *Kneria* (Gonorynchiformes) e em todos os representantes de Cypriniformes examinados.

Nos Siluriformes, o estado do caráter é de difícil interpretação, já que a cintura escapular é muito modificada nos representantes desse grupo. Brosseau (1976b:98 e 109) afirmou que a escápula e o coracóide são “fusionados” nos “bagres”, e também que a maioria das especializações da cintura escapular dos Siluriformes está relacionada ao “mecanismo de trava” do forte espinho peitoral,

ocorrendo a “fusão” dos componentes primários dessa cintura. De fato, Brosseau (*op.cit.*:99: figura 14) ilustrou a cintura peitoral de *Ictalurus nebulosus*, onde só se distingue uma única estrutura laminar na área da escápula e do coracóide. O forame escapular está presente, mas não é possível definir seu posicionamento em relação ao cleitro, coracóide e até mesmo à escápula.

Alexander (1965:118) verificou que não há suturas visíveis entre a escápula e o coracóide em *Diplomystes*. De fato, Lundberg (1982:60-62) e também Arratia (1987:31, 61 e 73) analisaram a cintura escapular de representantes de ictalurídeos e de diplomistídeos, respectivamente, evidenciando a co-ossificação da escápula e do coracóide nesses grupos (formando uma estrutura denominada por Arratia (*op. cit.*) como “escápulo-coracóide”).

A co-ossificação dos componentes primários da cintura escapular foi verificada em todos os representantes de Siluriformes examinados no presente estudo. Entretanto, em *Pimelodella lateristriga* o osso escapular aparece como uma ossificação distinta do coracóide e do cleitro, com um forame escapular totalmente incluído em seu corpo ósseo.

Em Gymnotiformes os componentes da cintura peitoral são geralmente pouco desenvolvidos, ocorrendo freqüente perda do forame escapular. Apesar disso, alguns representantes dessa ordem apresentam a aqui considerada “condição plesiomórfica hipotética” de Ostariophysi (ou seja, um forame inteiramente incluído na escápula), como os sternopigídeos *Eigenmania* (Mago-Leccia, 1978:60; Triques, 1993:117); *Distocyclus conirostris* (Lundberg & Mago-Leccia, 1986:61); *Rhabdolichops* (Mago-Leccia, 1978:41) e *Archolaemus blax* (observação pessoal).

Para aceitar a condição em Erythrinidae como homóloga à dos Gymnotiformes, seria necessário assumir inúmeras reversões em muitos táxons relacionados, o que é muito menos parcimonioso do que sugerir a origem independente deste estado do caráter em representantes desses dois grupos.

Lucena (1993:73, caráter 87) considerou o “prolongamento ântero-ventral da escápula curto ou ausente, não delimitando a região anterior do forame escapular” um caráter sinapomórfico para Erythrinidae, apesar de registrar este estado do caráter em outros Characiformes (Lucena, *op. cit.*:114-116). Além disso, Lucena não conseguiu definir (por falta de acesso ao material) qual é o estado desse caráter em *Ctenolucius*, *Hepsetus* e *Lebiasina*, por ele identificados como táxons proximamente relacionados aos eritrinídeos. Curiosamente, nos únicos representantes proximamente relacionados aos Erythrinidae que esse autor conseguiu examinar (*Boulengerella*, *Pyrrhulina* e *Nannostomus*), a condição encontrada (segundo ele) é semelhante à dos Erythrinidae. No entanto, os exemplares de *Boulengerella*, *Pyrrhulina* e *Nannostomus* examinados no presente estudo possuem a margem anterior da escápula emoldurando a região anterior do forame escapular. Esta também foi a condição encontrada em todos os representantes de Lebiasinidae, Hepsetidae e Ctenoluciidae (figura 17) examinados. Portanto, supõe-se que o forame escapular delimitado pela escápula, coracóide e cleitro (com a moldura anterior da escápula ausente) represente uma sinapomorfia para Erythrinidae.

S₁₄. Ausência da nadadeira adiposa (figura 1).

Os representantes da família Erythrinidae não possuem nadadeira adiposa. Essa condição é constante em todas as fases de desenvolvimento dos embriões de *Hoplias malabaricus* (Matkovic & Pisanó, 1989_a e 1989_b).

A presença de uma nadadeira adiposa é um caráter sinapomórfico para Euteleostei (Lauder & Liem, 1983:132), e a sua ausência em representantes do clado Esocae pode estar relacionada ao posicionamento posterior da nadadeira dorsal nesse grupo (Lauder & Liem, *op.cit.*:133).

Os Gonorynchiformes, Cypriniformes e Gymnotiformes também não possuem nadadeira adiposa. Fink & Fink (1981:34) propuseram que essa ausência (perda ?) tenha ocorrido independentemente nessas três linhagens, e também em alguns Characiformes.

A ausência da nadadeira adiposa em Siluriformes pode ocorrer como um estado de caráter variável em Trichomycteridae e Schilbinae, ou estar definitivamente ausente em alguns grupos não proximamente relacionados entre si (seguindo as hipóteses de Pinna, 1993:456), como Cetopsidae, Aspredinidae, Scoloplacidae, Siluridae e Clariidae.

De qualquer modo, a ausência da nadadeira adiposa em alguns “bagres” deve ser interpretada como um evento independente em cada caso. Esta é a explicação mais parcimoniosa, de acordo com as hipóteses sobre as inter-relações filogenéticas de Siluriformes propostas por Pinna (*op cit.*).

Weitzman (1964:152) incluiu a ausência da nadadeira adiposa em sua definição da subfamília Erythrininae. Entretanto, a ausência dessa nadadeira foi verificada em alguns representantes de Lebiasinidae, com variações intra-específicas (Weitzman, *op. cit.*:149), ocorrendo também isoladamente em outros

grupos de Characiformes. Vari (1995:32) propôs que a perda dessa estrutura nos representantes de Erythrinidae ocorreu independentemente dos demais grupos considerados (inclusive de Lebiasinidae), podendo ser considerada uma evidência do monofiletismo dos eritrínídeos. De fato, a alternativa que considera a perda independente da nadadeira adiposa em Lebiasinidae e novamente em Erythrinidae é a mais parcimoniosa, de acordo com o cladograma de Vari (1995) (figura 4) para as inter-relações suprafamiliares de Lebiasinidae, Hepsetidae, Erythrinidae e Ctenoluciidae.

S₁₅. Nadadeira caudal arredondada (figura 1).

O formato arredondado da nadadeira caudal (caudal arredondada *sensu* Allen & Fisher, 1978:2) dos Erythrinidae é único dentre todos os Characiformes. Este caráter é mantido por todo o desenvolvimento ontogenético de *Hoplias malabaricus* (Matkovic & Pisanó, 1989_a e 1989_b).

Todos os demais grupos de Ostariophysi não-Characiphysi (*sensu* Fink & Fink, 1981:302) possuem a nadadeira caudal furcada ou truncada, mas nunca arredondada.

Em Siluriformes, o arredondamento da nadadeira caudal ocorre isoladamente em Trichomycteridae e também dentre os representantes da infra-ordem Siluromorpha (*sensu* Pinna, 1993:273). Supõe-se que a aquisição dessas nadadeiras caudais arredondadas em alguns Siluriformes represente um evento isolado dentre os demais representantes dessa ordem, que possuem a nadadeira caudal geralmente furcada.

Dentre os Gymnotiformes, apenas Apterontidae possui uma nadadeira caudal, e esta apresenta um perfil arredondado. Entretanto, a presença e a morfologia dessa nadadeira pode ser considerada uma sinapomorfia dos apteronotídeos (Mago-Leccia, 1978:11; Fink & Fink, 1981:339; Mago-Leccia, 1994:200).

Conclui-se, portanto, que a nadadeira caudal arredondada represente uma sinapomorfia para Erythrinidae.

S₁₆. Origem avançada das seções interna e externa do músculo *dilatator operculi*, com a origem da seção externa do *dilatator operculi* encobrindo a base do etmóide lateral (figura 7).

Nos Erythrinidae, o músculo *dilatator operculi* tem origem avançada na região da órbita.

De todos os representantes de Ostariophysi examinados neste trabalho (ou consultados na bibliografia), apenas os representantes de Siluriformes *Ictalurus* (Ictaluridae) e *Trachycorystes* (Auchenipteridae) apresentaram uma condição semelhante à dos Erythrinidae, conforme as descrições de Alexander (1965:101) e também de Winterbottom (1974:273). Entretanto, pode-se supor que este estado do caráter tenha surgido isoladamente dentre os demais Siluriformes (seguindo o cladograma de Pinna, 1993:456), e a possibilidade da origem avançada do músculo *dilatator operculi* ser homóloga em Erythrinidae, *Ictalurus* e *Trachycorystes* é bem remota.

Segundo Roberts (1969:409), “As condições de inserção (=origem) do músculo *dilatator operculi* em Erythrinidae são peculiares (dentre os Characiformes), e não está claro se esta inserção (=origem) é primitiva ou especializada”. Vari (1995:34 e 38) propôs que a “extensão do músculo *dilatator operculi* na órbita através da superfície ventral do frontal, se estendendo além da margem lateral do etmóide lateral” seja uma sinapomorfia para Erythrinidae. Os resultados do presente trabalho concordam com o proposto por Vari (*op. cit.*), considerando algumas ressalvas quanto à origem desse músculo.

O exame do músculo *dilatator operculi* em *Erythrinus*, *Hoplerythrinus* e *Hoplias* revelou que as fibras mais externas (que estão em contato direto com o globo ocular) desse músculo originam-se na margem orbital do frontal e na superfície posterior da lâmina do etmóide lateral, recobrando totalmente a base deste osso. Removendo-se cuidadosamente as fibras da seção externa do *dilatator operculi*, é possível visualizar um segundo segmento, mais interno, que corre junto ao pteroesfenóide, órbito-esfenóide e frontal. Essa seção interna tem origem na porção posterior interna do etmóide lateral e no espaço inter-orbital, onde há uma lâmina de tecido conjuntivo separando as origens dos músculos dos lados esquerdo e direito da cabeça. Uma crista óssea existente na face inferior do frontal (muito evidente em *Hoplias*, como mostra a figura 7) delimita e ordena a confluência das duas seções do *dilatator operculi*. Pouco antes de atravessarem o túnel formado pelo espinho esfenótico e o frontal, as seções interna e externa do *dilatator operculi* confluem-se, formando uma única massa muscular.

Alguns representantes de Lebiasinidae (*Lebiasina panamensis*) e de Cynodontini (gêneros *Rhaphiodon* e *Cynodon*) possuem origem do *dilatator operculi* semelhante, mas não idêntica, à dos Erythrinidae. Nos exemplares de

Lebiasinidae examinados no presente trabalho, o *dilatator operculi* mais longo foi encontrado em *L. panamensis*, na qual a origem deste músculo não ultrapassa o nível anterior da linha da pupila. Além disso, a expansão anterior do *dilatator operculi* em Lebiasinidae possivelmente ocorreu independentemente de Erythrinidae, segundo as hipóteses filogenéticas apresentadas por Vari (1995:34). Em *Rhaphiodon* e *Cynodon*, o músculo *dilatator operculi* é avançado na cavidade orbital e tem duas origens, como nos representantes de Erythrinidae. Entretanto, a seção interna desse músculo origina-se a partir de uma cavidade existente entre o frontal e o órbito-esfenóide.

Vari (*op.cit.*:34) propôs que o extensivo desenvolvimento do músculo *dilatator operculi* através da órbita, um caráter não encontrado em qualquer outro representante de Characiformes, seja derivado para Ctenoluciidae e Erythrinidae; e também que a extensão anterior particularmente pronunciada desse músculo em Erythrinidae seja uma característica distintiva para esta família (sinapomorfia). No presente trabalho, o exame do *dilatator operculi* nos representantes de Ctenoluciidae revelou que esse músculo tem extensão limitada na órbita em *Ctenolucius beani*, *Boulengerella maculata* e *B. lateristriga*. Entretanto, em *B. lucius* e *B. cuvieri*, a seção interna do *dilatator operculi* tem sua origem bastante avançada na órbita. Apesar de não ter sido possível examinar representantes de *Boulengerella xyrekes*, a hipótese mais parcimoniosa para a distribuição desse caráter em Erythrinidae e Ctenoluciidae (com base no cladograma apresentado por Vari, *op. cit.*: 36) é a de origem independente nessas duas famílias, seja qual for o estado desse caráter em *B. xyrekes*. Além disso, a origem da seção externa do *dilatator operculi* de *B. cuvieri* e *B. lucius* também difere da apresentada pelos representantes de Erythrinidae. Nestas espécies de *Boulengerella*, o *dilatator*

operculi origina-se no limite do frontal com a base de fixação do etmóide lateral (ou até antes desta, com origem apenas no frontal). Já em Erythrinidae, a origem da seção externa desse músculo recobre amplamente toda a base do etmóide lateral. Este estado do caráter pode ser considerado uma sinapomorfia para *Erythrinus*, *Hoplerythrinus* e *Hoplias*.

S₁₇. Origem da parte interna da divisão interna do músculo *adductor mandibulae* inteiramente encoberta pelas fibras de inserção do músculo *levator arcus palatini* (figura 18).

Obs: Para maior facilidade de leitura do texto, o termo “parte interna da divisão interna” do músculo *adductor mandibulae* é abreviado como “li” (como em Gosline, 1989:653: figura 3), e o músculo *levator arcus palatini* é abreviado como “lap” (seguindo Winterbottom, 1974:236).

Nos Erythrinidae, a parte “li” do *adductor mandibulae* origina-se na borda anterior do hiomandibular e do metapterigóide. Esta origem é totalmente encoberta pelo corpo do “lap”, só podendo ser visualizada se este último for removido.

Em *Esox* (Esocae), a parte “li” do *adductor mandibulae* é externa ao “lap”. Segundo Gosline (1989:658), em *Chanos* (Gonorynchiformes) não parece haver uma separação distinta das seções interna e externa do *adductor mandibulae*. Por outro lado, a condição de origem do “li” por detrás do corpo do “lap” parece ocorrer diversas vezes em Otophysi (Alexander, 1965:103-104; Gosline, 1989:652-657, e observação pessoal).

A origem do “li” interna ao “lap” ocorre em alguns Characiformes, como em *Alestes macrolepidotus*, *Cynodon*, *Hydrolycus*, *Rhaphiodon* (Howes, 1976:208-212), *Charax gibbosus* (Gosline, 1989:653), em *Xenocharax* e outros Distichodontidae e Citharinidae (Vari, 1979:315-321). Em uma análise superficial, seria possível considerar a condição em Erythrinidae como plesiomórfica. Entretanto, nenhum dos grupos proximalmente relacionados aos Erythrinidae apresentam a origem da parte “li” do músculo *adductor mandibulae* totalmente encoberta pelo sítio de inserção do “lap”. Em *Lebiasina panamensis*, *L. erythrinoides*, *L. uruiensis* e em *Pyrrhulina laeta*, uma parte das fibras da parte “li” do *adductor mandibulae* origina-se sob o “lap” (somente as fibras mais superiores). Todas as fibras restantes têm origem externa ao “lap”. Nos demais Lebiasinidae examinados, toda a origem desse músculo é externa ao “lap”. Em *Hepsetus*, uma porção mínima da parte “li” do músculo *adductor mandibulae* contorna a borda anterior do sítio de inserção do “lap”, originando-se por trás deste músculo (ou sob suas fibras). Todas as demais fibras do *adductor mandibulae* têm origem externa ao “lap”. Em Ctenoluciidae, algumas fibras da divisão interna (que talvez representem a parte interna da divisão interna) do *adductor mandibulae* se originam muito próximas ao sítio de inserção do “lap”, mas são sempre externas a este músculo.

De acordo com o cladograma pré-estabelecido por Vari (1995) (figura 4) sobre as relações suprafamiliares de Lebiasinidae, Hepsetidae, Erythrinidae e Ctenoluciidae, supõe-se que a origem da parte interna da divisão interna do músculo *adductor mandibulae* inteiramente por detrás da inserção do músculo *levator arcus palatini* represente um estado de caráter sinapomórfico em Erythrinidae.

4.2) Caracteres ambíguos

A₁. Redução e arredondamento do rostro (figura 19).

Em comparação com os seus grupos-irmãos mais proximamente relacionados (Hepsetidae e Ctenoluciidae), os Erythrinidae possuem o rostro (região formada basicamente pelo pré-maxilar, mesetmóide, nasal e maxilar) relativamente curto.

Considerando o formato do rostro em representantes morfologicamente primitivos e/ou filogeneticamente basais de Characiformes (e também sua distribuição nos demais grupos de Ostariophysi), fica evidente que o extremo alongamento do rostro (como em Hepsetidae e Ctenoluciidae) não é a condição plesiomórfica para essa ordem. Tendo como base o cladograma proposto por Vari (1995) (figura 4) para as inter-relações suprafamiliares de Hepsetidae, Erythrinidae e Ctenoluciidae, é possível sugerir duas hipóteses igualmente parcimoniosas para explicar a evolução do formato do rostro nessas famílias. Numa primeira alternativa, o prolongamento do rostro ocorreu independentemente em Hepsetidae e Ctenoluciidae. Numa segunda alternativa, o desenvolvimento do rostro pode ter ocorrido no ancestral comum de Erythrinidae, Ctenoluciidae e Hepsetidae, com posterior redução nos Erythrinidae. No caso da segunda opção, pode-se supor também a modificação (reversão?) de outros caracteres associados à redução secundária do focinho em Erythrinidae, como perda do formato triangular do teto craniano (formado pelo mesetmóide, frontal, parietal e pterótico) apresentado pelos ctenolucídeos e hepsetídeos; retração das placas dentígeras da boca (que ficaram mais largas) e arredondamento da língua. A análise do posicionamento do osso nasal nos Erythrinidae e em seus

grupos proximamente relacionados pode corroborar a segunda alternativa, conforme será discutido adiante (em A₂).

A₂. Posicionamento do osso nasal (figura 19).

Segundo Vari (1995:13), o osso nasal em Hepsetidae e Ctenoluciidae ocupa uma posição singular dentre os demais Characiformes, estando “situado mais lateralmente ao frontal e mesetmóide, e anteriormente ao supra-orbital”. Vari (*op. cit.*) apresentou duas hipóteses igualmente parcimoniosas para a distribuição desse caráter em Ctenoluciidae, Hepsetidae e Erythrinidae. A primeira hipótese sugere o deslocamento independente do nasal em Hepsetidae e novamente em Ctenoluciidae. A segunda alternativa supõe que o deslocamento lateral desse osso pode ter ocorrido em um ancestral comum de Ctenoluciidae, Hepsetidae e Erythrinidae, com retorno secundário para a posição mais medial nesta última família (sendo, neste caso, uma sinapomorfia para Erythrinidae).

A disposição e o formato alongado do nasal (assim como do pré-maxilar e do mesetmóide) em Ctenoluciidae e Hepsetidae parece estar relacionado à grande extensão do rostro nos representantes destes grupos. Se for pressuposto que a forma ancestral comum de Erythrinidae, Ctenoluciidae e Hepsetidae apresentava um nasal com disposição semelhante à dos atuais Hepsetidae e Ctenoluciidae, então pode-se supor também que em algum momento de sua história evolutiva os eritrinídeos possuíram um focinho longo, que foi reduzido secundariamente.

A₃. Sexto osso infra-orbital alongado horizontalmente (figura 8).

Nos Erythrinidae, o sexto osso da série infra-orbital é muito alongado horizontalmente (considerando o infra-orbital subdividido em *Erythrinus* e *Hoplerythrinus* como uma só unidade). O alongamento horizontal do sexto osso da série infra-orbital ocorre de forma semelhante em *Hepsetus* (figura 12).

Os Distichodontidae *Ichthyoborus*, *Paradistichodus* e *Phago* também possuem o sexto infra-orbital alongado (Vari, 1979:297-298), mas não tão extenso como em Erythrinidae (nos Distichodontidae o comprimento do infra-orbital nunca é maior que o diâmetro da órbita). É interessante ressaltar que a distribuição dos canais sensoriais na superfície desse osso nos distichodontídeos forma a figura de um “H”, enquanto nos eritrinídeos (como nos demais Characiformes) os canais sensoriais formam a figura de um “Y”.

À exceção de Erythrinidae e Hepsetidae, a extrema expansão horizontal do sexto infra-orbital não ocorre em nenhum Characiformes (nem em Ostariophysi) examinados ou registrados na bibliografia.

De acordo com o cladograma de Vari (1995) (figura 4), supõe-se que o alongamento deste osso tenha ocorrido no ancestral comum de Hepsetidae, Erythrinidae e Ctenoluciidae, com posterior reversão nesta última família. Outra hipótese igualmente parcimoniosa é a de surgimento independente desse estado do caráter em Erythrinidae e também em Hepsetidae.

A₄. Cartilagem de Meckel interrompida por ossificação corono-meckeliana (figura 20).

Nos Characiformes, a cartilagem de Meckel (estrutura semelhante a um bastão cartilaginoso que se estende pela face interna do ângulo-articular e dentário) é tipicamente contactada pela ossificação corono-meckeliana em seu segmento pósterio-dorsal. Vari (1995:21) verificou que em Erythrinidae e nos representantes do gênero *Ctenolucius* a ossificação corono-meckeliana atravessa dorso-ventralmente a cartilagem de Meckel, dividindo-a em dois segmentos (um segmento anterior alongado e outro posterior curto).

Este caráter poderia ser suposto como uma sinapomorfia para Erythrinidae e Ctenoluciidae, caso não se apresentasse sob a condição generalizada (primitiva) em *Boulengerella*. Vari (*op.cit.*), apresenta duas hipóteses igualmente parcimoniosas sobre a distribuição desse caráter em Erythrinidae, *Ctenolucius* e *Boulengerella*. Na primeira hipótese, a separação da cartilagem de Meckel em dois segmentos pela ossificação corono-meckeliana teria se originado no ancestral comum de Erythrinidae e Ctenoluciidae, retornando à condição primitiva no ancestral de *Boulengerella*; na outra hipótese, o referido caráter teria surgido independentemente em Erythrinidae e em *Ctenolucius*.

A₅. Presença de pós-cleito 2 e 3 (figura 16).

Os representantes da família Erythrinidae apresentam pós-cleito 1, 2 e 3. Estas estruturas estão presentes também em diversos outros grupos de Characiformes, inclusive em Lebiasinidae. Na verdade, a presença de três pós-

cleitros pode ser considerada o estado generalizado (ou primitivo) para Characiformes (Roberts, 1969:426; Fink & Fink, 1981:334 e 345).

Dentre os táxons mais proximamente relacionados à Erythrinidae, o pós-cleito 2 está ausente em duas das cinco espécies de *Boulengerella* (*B. maculata* e *B. lateristriga*), nas espécies de *Ctenolucius* e em Hepsetidae. O pós-cleito 3 está ausente em Hepsetidae e em todos os Ctenoluciidae.

Vari (1995:27) pressupôs que o pós-cleito 2 foi perdido no ancestral comum de Erythrinidae, Ctenoluciidae e Hepsetidae, com aquisição independente secundária em Erythrinidae e em *B. lucius*, *B. cuvieri* e *B. xyrekes*. Neste caso, a presença desse osso laminar seria uma sinapomorfia para os Erythrinidae. Entretanto, Vari (*op.cit.*) apresentou outras duas hipóteses igualmente parcimoniosas discutindo a distribuição deste caráter para o grupo em questão. Na primeira, o pós-cleito 2 foi perdido independentemente em Hepsetidae e no ancestral de Ctenoluciidae (com aquisição secundária em *B. lucius*, *B. cuvieri* e *B. xyrekes*), ficando retido nos representantes de Erythrinidae; na segunda alternativa, essa perda ocorreu independentemente em Hepsetidae, em *Ctenolucius* e em *B. maculata* e *B. lateristriga*.

Quanto à ausência do pós-cleito 3 em Hepsetidae e Ctenoluciidae, Vari (*op.cit.*:27) lançou duas hipóteses igualmente parcimoniosas a respeito da distribuição desse caráter no grupo em questão. Na primeira, a perda do pós-cleito 3 ocorreu no ancestral comum de Erythrinidae, Hepsetidae e Ctenoluciidae, sendo secundariamente readquirido pelos Erythrinidae. Na hipótese alternativa, essa perda ocorreu em Hepsetidae e novamente em Ctenoluciidae.

4.3) Não-evidências do monofiletismo dos Erythrinidae

4.3.1) Caracteres plesiomórficos

P₁. Ausência do osso antorbital.

Os representantes da família Erythrinidae não possuem o osso antorbital. Weitzman (1964:141 e 151) não conseguiu determinar se o antorbital nos Erythrinidae é “fusionado” ao primeiro infra-orbital ou se está ausente. Mesmo assim, considerou o “antorbital fusionado com o primeiro infra-orbital” como um caráter exclusivo desse grupo. A ausência do antorbital também foi proposta por Lucena (1993:73; caráter 25) como uma sinapomorfia dos Erythrinidae. Entretanto, Vari (1995:9 e 10) observou que o antorbital está ausente também em Ctenoluciidae, diagnosticando este estado do caráter como uma sinapomorfia para Erythrinidae mais Ctenoluciidae.

Em todos os representantes de Erythrinidae examinados no presente trabalho (inclusive em exemplares pós-larvais) o antorbital está ausente, e sua posição topográfica é ocupada pelo processo medial do primeiro infra-orbital. A existência de um segmento do canal sensorial infra-orbital percorrendo esse processo medial afasta a possibilidade do mesmo representar um antorbital (que não possui canais sensoriais associados em Characiformes). Não foi possível examinar exemplares jovens de Ctenoluciidae, para verificar se o antorbital e o primeiro infra-orbital são co-ossificados nesse grupo, ou se o antorbital está realmente ausente nos ctenolucídeos. Por hora, a ausência do antorbital não parece ser um caráter válido para a corroborar o monofiletismo dos Erythrinidae.

P₂. Presença de seis ossos infra-orbitais (figura 8).

Weitzman (1964:151) citou a presença de seis ossos infra-orbitais como um dos “caracteres diagnósticos para Erythrininae, que os distingue de todos os demais caracídeos (=Characiformes)”. Certamente Weitzman cometeu um equívoco ao incluir esse caráter em sua diagnose. A presença de seis ossos infra-orbitais é um caráter generalizado (hipoteticamente primitivo) para Characiformes (Weitzman, 1962:45; Roberts, 1969:419; Corrêa e Castro, 1984:64; Vari, 1995:11), estando presente também nos grupos mais proximamente relacionados à Erythrinidae, como nos Lebiasinidae, Hepsetidae (figura 12) e Ctenoluciidae (figura 9) (nesta última família pode ocorrer a co-ossificação secundária do terceiro e quarto infra-orbitais).

P₃. Ausência de contato entre os canais sensoriais supra-orbital e pterótico (figura 8).

Weitzman (1964:151) considerou a ausência de anastomose entre os canais sensoriais supra-orbital e pterótico um caráter exclusivo dos Erythrinidae. Entretanto, esta condição foi posteriormente verificada em outros Characiformes, como em Chilodontidae, Pyrrhulininae, Distichodontidae, Hepsetidae e Ctenoluciidae (Vari, 1995:16). Este mesmo autor propôs que a perda de contato entre os referidos canais sensoriais cefálicos ocorreu independentemente em Chilodontidae, Pyrrhulininae, Distichodontidae, Hepsetidae e no clado formado por Erythrinidae mais Ctenoluciidae, sendo portanto uma sinapomorfia para estas duas últimas famílias.

P₄. Conexão da borda lateral do frontal com o processo espinhoso do esfenótico, formando um túnel por onde passa o músculo *dilatator operculi* (figura 7).

Nos Erythrinidae, a região dorso-lateral do processo espinhoso do esfenótico expande-se distalmente, unindo-se à margem inferior do frontal. A união desses ossos forma um túnel que é atravessado pelo músculo *dilatator operculi*.

Weitzman (1964:151) considerou esse caráter como uma exclusividade dos Erythrinidae. Entretanto, Roberts (1969:409) observou este túnel também em Ctenoluciidae, e Lucena (1993:74) considerou esta condição uma sinapomorfia para Erythrinidae + Ctenoluciidae + Hepsetidae + Lebiasinidae.

No presente trabalho, o exame do crânio dos representantes desses grupos revelou que não há contato entre o frontal e o espinho do esfenótico em Lebiasinidae nem em Hepsetidae, de modo que o referido “túnel” é incompleto nestas famílias. Vari (1995:14) afirmou que o canal formado pelo contato entre um “processo lateral do frontal” e o espinho do esfenótico representa uma sinapomorfia para Erythrinidae mais Ctenoluciidae. Exames em exemplares diafanizados e corados de Erythrinidae e Ctenoluciidae concordam com o postulado por Vari, com algumas ressalvas: o chamado “processo lateral do frontal”, na verdade, é apenas uma extensão anterior do espinho esfenótico, não fazendo parte do osso frontal. Além disso, é oportuno acrescentar que o túnel por onde passa o músculo *dilatator operculi* em Erythrinidae não é formado apenas pelo frontal e o espinho do esfenótico, mas também pelo sexto infra-orbital em sua porção posterior.

P₅. Trípole e processo ventral da quarta costela pleural unidos por ligamento discreto (*sensu* Vari, 1995:27).

Segundo Vari (1995:27), os Erythrinidae possuem um ligamento unindo a margem do trípole à base da quarta costela pleural. Uma condição semelhante é verificada nas famílias Ctenoluciidae, Hepsetidae e Lebiasinidae. Nos demais Characiformes, a condição típica é o pouco desenvolvimento dessa conexão, sem formar um ligamento discreto (Vari, *op.cit.*). Descrevendo os diferentes estados desse caráter (conforme os níveis de desenvolvimento do ligamento entre o trípole e a quarta costela pleural), Vari (*op.cit.*:8 e 27; caráter 69) considerou o estado do caráter por ele denominado “ligamento variavelmente desenvolvido” (= estado 1), como típico das famílias Lebiasinidae e Hepsetidae; “junção por ligamento discreto” (= estado 2), como característico da família Erythrinidae; e “junção por ligamento denso” (= estado 3), como sinapomorfia para Ctenoluciidae.

Entretanto, não é fácil distinguir ou delimitar as sutis diferenças dos graus de desenvolvimento desse ligamento, seja em *Erythrinus*, *Hoplerythrinus*, *Hoplias* ou nos representantes dos demais táxons relacionados. Diversos fatores como tamanho do espécime, qualidade de fixação e preservação do material dissecado podem mascarar as diagnoses. Sendo assim, o grau de desenvolvimento do ligamento entre o trípole e o processo lateral da quarta costela não parece ser um caráter muito seguro e preciso para que possa vir a ser reconhecido como uma sinapomorfia para Erythrinidae.

4.3.2) Caracteres não-aplicáveis

N₁. Ausência secundária de contato entre o primeiro infra-orbital e um “supra-orbital”.

Vari (1995:10), verificando a existência de contato entre o primeiro infra-orbital e o supra-orbital em Hepsetidae e Ctenoluciidae, supôs que o ancestral comum de Hepsetidae, Ctenoluciidae e Erythrinidae possuía o contato entre esses ossos, ocorrendo um afastamento secundário nesta última família. Neste caso, o “afastamento secundário do primeiro infra-orbital e do supra-orbital” poderia ser considerado uma sinapomorfia para os Erythrinidae. Entretanto, o osso supra-orbital está ausente em *Hoplias*, *Hoplerythrinus* e *Erythrinus*, e não é verificado em nenhum momento durante o desenvolvimento ontogênico de *Hoplias* (Matkovic & Pisanó, 1989_a e 1989_b), nem nos exemplares pós-larvais de Erythrinidae examinados no presente trabalho. Discussões a respeito de eventos secundários sofridos por uma estrutura ausente nos Erythrinidae são puramente especulativas, com pouco valor para a recapitulação do histórico evolutivo dessa família.

N₂. Lâmina inferior do cleitro reduzida.

Weitzman (1964:148, 151) considerou a extremidade inferior do cleitro longa e delgada, com a lamela látero-inferior pequena, como caracteres únicos dos Erythrinidae. Entretanto, o exame de diversos espécimes diafanizados dessa família revelaram que este caráter pode variar intra-especificamente em *Hoplias*. Nos gêneros *Hoplerythrinus* e principalmente em *Erythrinus*, a lamela látero-

inferior do cleitro é larga, o que torna imprópria a sua condição como sinapomorfia para Erythrinidae.

N₃. Ausência de um espaço inter-ósseo (*sensu* Starks, 1930:90) entre o cleitro e o coracóide.

Lucena (1993:73, caráter 82) considerou a ausência de um espaçamento entre o cleitro e o coracóide como uma sinapomorfia para Erythrinidae. Entretanto, o exame da cintura escapular de exemplares de *Hoplias*, *Erythrinus* e *Hoplerythrinus* revelou que esse espaço pode estar presente ou não, mesmo entre indivíduos pertencentes a uma mesma população. Sendo assim, este estado do caráter não é válido no estabelecimento do monofiletismo do grupo.

4.3.3) Caracteres equivocadamente propostos

E₁. Processo ascendente do pré-maxilar longo, ultrapassando as narinas.

Lucena (1993:73; caráter 34) considerou o que definiu como “processo ascendente do pré-maxilar (*sensu* Vari, 1979:271) longo, ultrapassando as narinas”, uma sinapomorfia para Erythrinidae. Entretanto, esta condição não foi verificada nos representantes de Erythrinidae examinados no presente estudo, e não deve ser proposta como sinapomorfia para esse grupo.

E₂. Primeiro infra-orbital com a parte anterior do seu canal sensorial exposta.

Lucena (1993:73, caráter 30) considerou o “primeiro infra-orbital com a parte anterior do seu canal sensorial exposta” uma sinapomorfia para Erythrinidae. Certamente houve um equívoco na interpretação desse caráter, já que em Erythrinidae o segmento anterior do canal sensorial do primeiro infra-orbital está totalmente incluído no corpo ósseo desta estrutura.

E₃. Nadadeira dorsal com três ou mais raios simples sustentados pelo primeiro pterigióforo.

Lucena (1993:73, caráter 98), propôs como sinapomorfia para os Erythrinidae o primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal sustentando três ou mais raios simples. Entretanto, o primeiro pterigióforo dos esqueletos de Erythrinidae examinados no presente trabalho sustenta apenas um raio simples. As ilustrações e a fotografia do esqueleto da nadadeira dorsal de *Hoplias malabaricus* apresentadas por Godoy (1970:449 e 454) também estão de acordo com esta afirmação. Sendo assim, esse estado do caráter não é válido como sinapomorfia para Erythrinidae.

4.3.4) Miscelânea

A seguir é apresentado um grande número de caracteres considerados “diferenciais”, “diagnósticos” ou “que definem” os eritrínídeos propostos nas principais obras sobre este grupo (Cuvier & Valenciennes, 1846:480; Eigenman &

Eigenman, 1889:100; Gill, 1895:207; Gregory & Conrad, 1938:324; Hoedeman, 1950:83; Weitzman, 1964:151 e 152, caracteres 1-2 e de 9-23), que não se mostraram válidos como evidências do monofiletismo dos Erythrinidae em uma análise filogenética. Estes caracteres representam condições plesiomórficas (destacadas em *itálico*), ou resultam de descrições imprecisas ou incorretas, não sendo úteis na diferenciação dos Erythrinidae mesmo em um senso fenético: Cabeça mais ou menos larga e arredondada; crânio com pesadas placas ósseas, fortemente construídas; face coberta por um grande subopérculo; crânio mais ou menos truncado posteriormente; *fontanela frontal sempre ausente em adultos*; supra-occipital confinado à superfície posterior do crânio e carenado por uma crista vertical rudimentar ou obsoleta; olhos posicionados bem anteriormente na cabeça; narinas aproximadas; boca grande e terminal, ultrapassando o limite anterior da órbita; dentes bem desenvolvidos; *margens dos lábios sem dentes*; *dentes nas maxilas e no palato unicuspidados, cônicos em ambas as maxilas*; *fortes dentes presentes nas maxilas superior e inferior*; *pré-maxilar com uma só fileira de dentes*; *fileira de dentes anteriores do dentário margeando todo o comprimento da mandíbula*; *fileira interna de dentes confinada à porção posterior do ramo mandibular*; *dentes faríngeos viliformes*; abertura branquial ampla; *membranas branquiais parcialmente unidas, mas livres do istmo*; *fenestra entre o quadrado e o metapterigóide presente*; nadadeira dorsal sempre posicionada antes da nadadeira anal, usualmente sobre as nadadeiras pélvicas; *bexiga natatória dupla, em certos casos celular*; fossa do “hypocoracóide” divergindo de forma aguda; corpo alongado, delgado e fusiforme; abdômen arredondado ou achatado, nunca quilhado; dorso não muito arqueado; corte transversal do corpo arredondado na região da nadadeira dorsal e na região da cabeça; pedúnculo

caudal comprimido lateralmente; nadadeira dorsal curta, com 8-15 raios; nadadeira anal com base curta / nadadeira anal com 10 -12 raios; escamas ciclóides (ou “do tipo caracídeo-ciprinóide”), de tamanho moderado a grande, com ornamentações anteriores; 30-45 escamas em série lateral e 7-12 em fileira horizontal entre as nadadeiras pélvica e dorsal; linha lateral completa, reta e tubular; altura do corpo contida 4,5 a 5 vezes no comprimento; cabeça incluída 3-4 vezes no comprimento do corpo; intestino curto; ausência de “caeca pilorica”; carnívoros.

5. DISCUSSÃO

Segundo Buckup (1993:227), o primeiro passo para qualquer estudo evolutivo de um grupo é a sua delimitação como uma unidade natural. Buckup (*op.cit.*) acrescenta ainda que a demonstração do monofiletismo é necessária para que se façam generalizações a respeito do histórico comportamental, ecológico, fisiológico ou quaisquer outras considerações biológicas que se queira traçar em um determinado grupo de organismos.

Os eritrinídeos vêm sendo, há décadas, freqüentemente utilizados como parâmetro em estudos envolvendo as mais diferentes áreas da ictiologia. Entretanto, essa família somente foi caracterizada como um grupo monofilético (*sensu* Hennig, 1966) por Lucena, em 1993, e novamente por Vari, em 1995. Alguns autores anteriores a estes (Cuvier & Valenciennes, 1846:480, Eigenman & Eigenman, 1889: 100; Gill, 1895:207; Gregory & Conrad, 1938:324; Hoedeman, 1950:83; Weitzman, 1964:151) apresentaram alguns caracteres úteis para diferenciar os eritrinídeos dos demais Caraciformes, mas sem fazer distinção entre os estados primitivos ou derivados. Assim, esses “caracteres diagnósticos” são sustentados por subjetivismos e opiniões pessoais, não passíveis de testes.

Dentre as diagnoses baseadas em metodologia “não-Hennigiana”, apenas os caracteres identificados por Weitzman (1964:151, caracteres 3 a 8) como “diagnósticos para a subfamília Erythrininae” foram submetidos a uma apreciação mais minuciosa no presente trabalho. Isto porque Weitzman desenvolveu uma discussão criteriosa desses caracteres, traçando algumas comparações com “cyprinodonts” (*error pro* “cyprinids”?; pág. 141), “bagres”, e representantes de Characiformes atualmente considerados proximamente relacionados aos

eritrinídeos (como Lebiasinidae, *Hepsetus* e Ctenoluciidae). Dos seis caracteres propostos por este autor como diagnósticos dos eritrinídeos, apenas um (lâmina do coracóide pequena) foi confirmado no presente trabalho como uma sinapomorfia para este grupo.

Segundo Lucena (1993:82), “não há dúvidas sobre o monofiletismo da família Erythrinidae”. Entretanto, a sua diagnose para essa família mostrou-se um pouco confusa. Em sua “Lista de sinapomorfias”, Lucena (*op.cit.*:73) apresentou dez sinapomorfias para o nóculo 104 de seu cladograma, formado pelos táxons terminais *Hoplias*, *Hoplerythrinus* e *Erythrinus*. Cinco destas sinapomorfias foram consideradas impróprias para corroborar a diagnose do monofiletismo dos Erythrinidae no presente trabalho, por representarem plesiomorfias (caráter 25 de Lucena; no presente trabalho discutido em P₁), estados de caracteres erroneamente interpretados (caracteres 30, 34 e 98 de Lucena; no presente trabalho discutidos respectivamente em E₂, E₁ e E₃) ou estados de caracteres não-aplicáveis (caráter 82 de Lucena; no presente trabalho discutido em N₃).

As sinapomorfias representadas pelos estados dos caracteres 18, 67, 70, 84 e 87 de Lucena (ver histórico taxonômico) poderiam ser consideradas válidas em uma análise superficial. Entretanto, em alguns casos esse autor registrou o mesmo estado do caráter em representantes das famílias consideradas “mais proximamente relacionadas” à Erythrinidae, sem discutir o histórico da distribuição dessas “homoplasias (?)” em um nível supra-familiar. Talvez o maior problema de Lucena tenha sido a impossibilidade de examinar táxons representativos dos grupos mais proximamente relacionados aos Erythrinidae, como *Lebiasina*, *Ctenolucius* e *Hepsetus*. Apesar de obter alguns dados a respeito desses táxons consultando Weitzman (1964), Roberts (1969) e Buckup

(1991), a falta de informação bibliográfica sobre os estados dos caracteres 18 (presença ou não do canal sensorial parietal), 70 (número de raios branquiostégios), 84 (extensão da lâmina do coracóide) e 87 (delimitação do forame escapular) nos gêneros acima citados tornou a diagnose de Lucena sobre o monofiletismo de Erythrinidae pouco consistente.

Em sua revisão e análise da filogenia da família Ctenoluciidae, Vari (1995:38) fez um “comentário sobre o monofiletismo dos Erythrinidae”. Vari (*op.cit.*:6) deixou claro que os estados dos caracteres propostos como sinapomorfias para essa família resultaram de descobertas incidentais, decorrentes do estudo de variações de alguns caracteres em Ctenoluciidae, e não de comparações detalhadas visando identificar sinapomorfias para os Erythrinidae.

Vari (*op. cit.*) identificou três sinapomorfias para Erythrinidae: a aquisição secundária de um segmento do canal sensorial supra-orbital no parietal (canal parietal); a presença de duas cartilagens na extremidade anterior do basi-hial e a origem avançada do músculo *dilatator operculi* na órbita. No presente trabalho, as duas primeiras sinapomorfias foram revistas e corroboradas (em S₂ e S₉, respectivamente). Em relação à origem avançada do *dilatator operculi* como sinapomorfia para Erythrinidae, foi possível contribuir com uma descrição mais detalhada desse músculo, que na verdade possui duas seções, com origens independentes. A condição semelhante encontrada em algumas espécies de *Boulengerella* foi também testada através de análise de parcimônia, e diagnosticada como não-homóloga à dos Erythrinidae (ver discussão de S₁₆).

Vari apresentou também seis estados de caracteres ambíguos para Erythrinidae. Destes, quatro foram confirmados como ambíguos no presente

trabalho (posicionamento do nasal (A_2); cartilagem de Meckel atravessada por ossificação corono-meckeliana (A_4); presença de pós-cleito 2 e 3 (A_5)). Um estado de caráter previamente proposto por Vari como ambíguo revelou-se sinapomórfico para Erythrinidae (presença de supraopérculo (S_7)), e outro foi considerado não-aplicável (ausência de contato entre o primeiro infra-orbital e o supra-orbital (N_1)).

Além das nove sinapomorfias apresentadas na bibliografia e confirmadas no presente trabalho, mais oito estados de caracteres derivados exclusivos dessa família foram identificados (S_1 , S_4 , S_5 , S_7 , S_8 , S_{10} , S_{15} e S_{17}). Quatro estados de caracteres previamente pressupostos como ambíguos foram confirmados (A_2 , A_4 e A_5 ; neste último constando dois caracteres), e mais dois foram propostos (A_1 e A_3). Cerca de cinquenta caracteres (ou estados de caracteres) previamente propostos na bibliografia como “diagnósticos” (em um senso “fenético”) ou sinapomórficos para os Erythrinidae foram considerados impróprios para o estabelecimento do monofiletismo dessa família, por constituírem plesiomorfias (P_1 - P_5 ; ver também miscelânea), caracteres não-aplicáveis (N_1 - N_3) ou caracteres equivocadamente propostos (E_1 - E_3) (ver também miscelânea para outros caracteres não-aplicáveis e equivocadamente propostos).

6. CONCLUSÃO

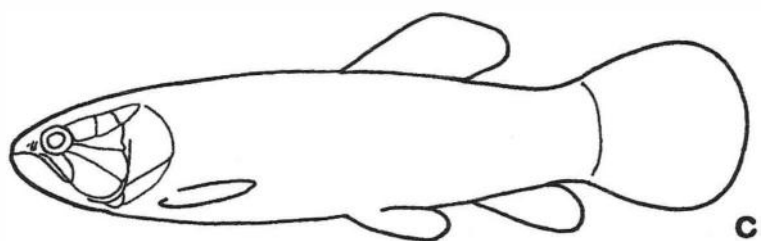
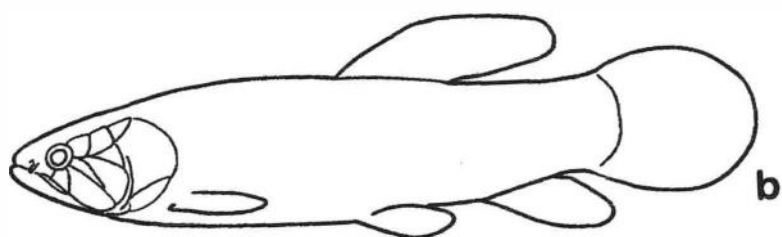
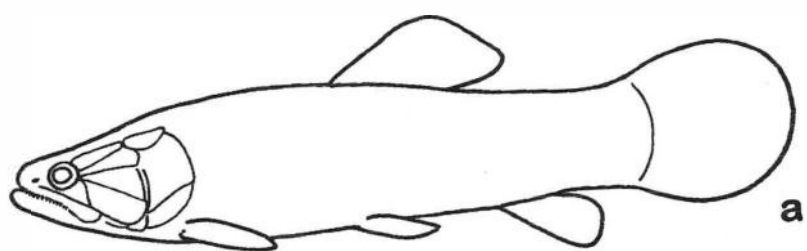
A família Erythrinidae forma um grupo monofilético, considerando a seguinte diagnose revista:

Superfície ventral do mesetmóide formando a figura de um “V” invertido; ramo parietal do canal sensorial cefálico supra-orbital estendendo-se desde a área pós-orbital do frontal até o parietal (canal parietal presente); primeiro osso infra-orbital bifurcado anteriormente, sendo o processo medial mais longo que o processo anterior e percorrido por um segmento do canal sensorial infra-orbital; primeiro osso da série infra-orbital estendendo-se por baixo do nasal, formando uma lâmina que se interpõe à cápsula nasal e à superfície anterior da asa ventral do etmóide lateral; primeiro osso da série infra-orbital com a sua porção laminar reduzida praticamente a um tubo por onde passa o canal sensorial infra-orbital; osso supra-orbital ausente; osso laminar supra-opercular presente (supraopérculo); osso maxilar incluído sob a lâmina óssea do terceiro osso da série infra-orbital; cartilagem da extremidade anterior do basi-hial formada por dois elementos distintos; extremidade anterior do basi-hial com dois processos côncavos, que se articulam com as cartilagens linguais duplas anteriormente descritas; presença de um processo laminar horizontal na extremidade anterior do basi-hial, acima da área de articulação com as cartilagens linguais duplas; cinco raios branquiostégios presentes; lâmina ventral do coracóide pouco desenvolvida, não alcançando a extremidade anterior do cleitro; forame escapular delimitado pela escápula, coracóide e cleitro (moldura anterior da

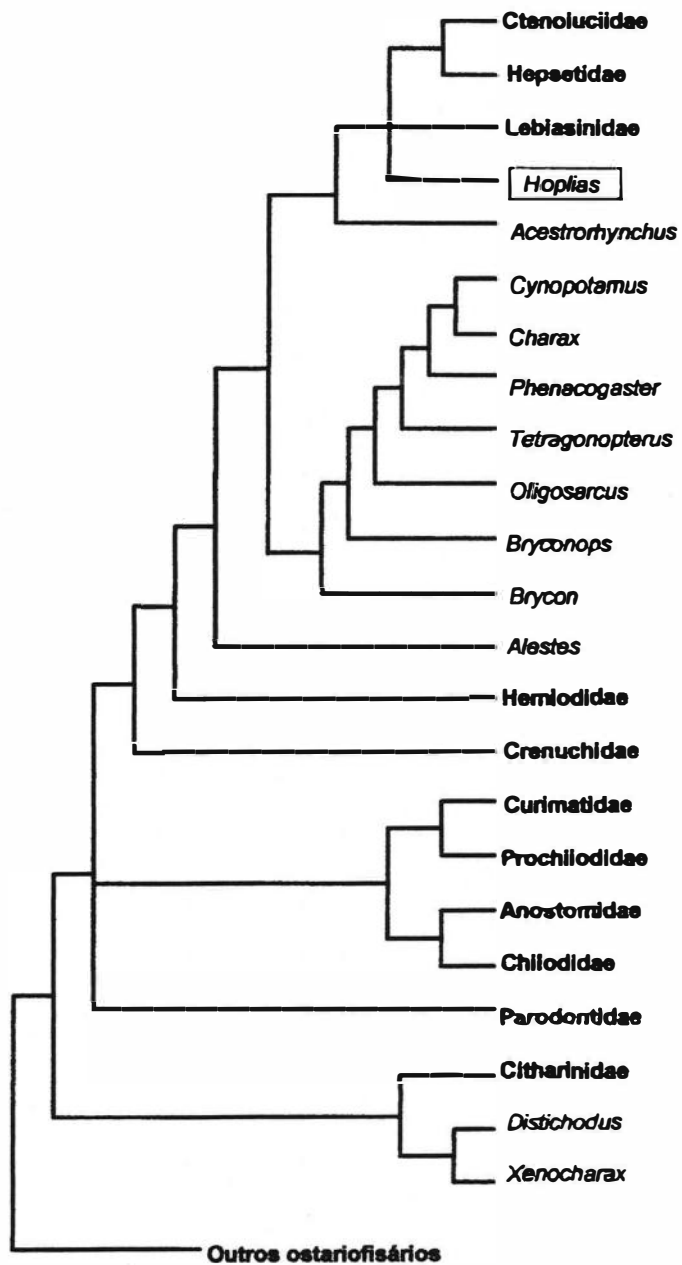
escápula ausente); nadadeira adiposa ausente; nadadeira caudal arredondada; origem avançada (anterior à órbita) das seções externa e interna do músculo *dilatator operculi*, com a origem da seção externa encobrindo a base do etmóide lateral; origem da parte interna da divisão interna do músculo *adductor mandibulae* inteiramente encoberta pelas fibras de inserção do músculo *levator arcus palatini*.

7. FIGURAS

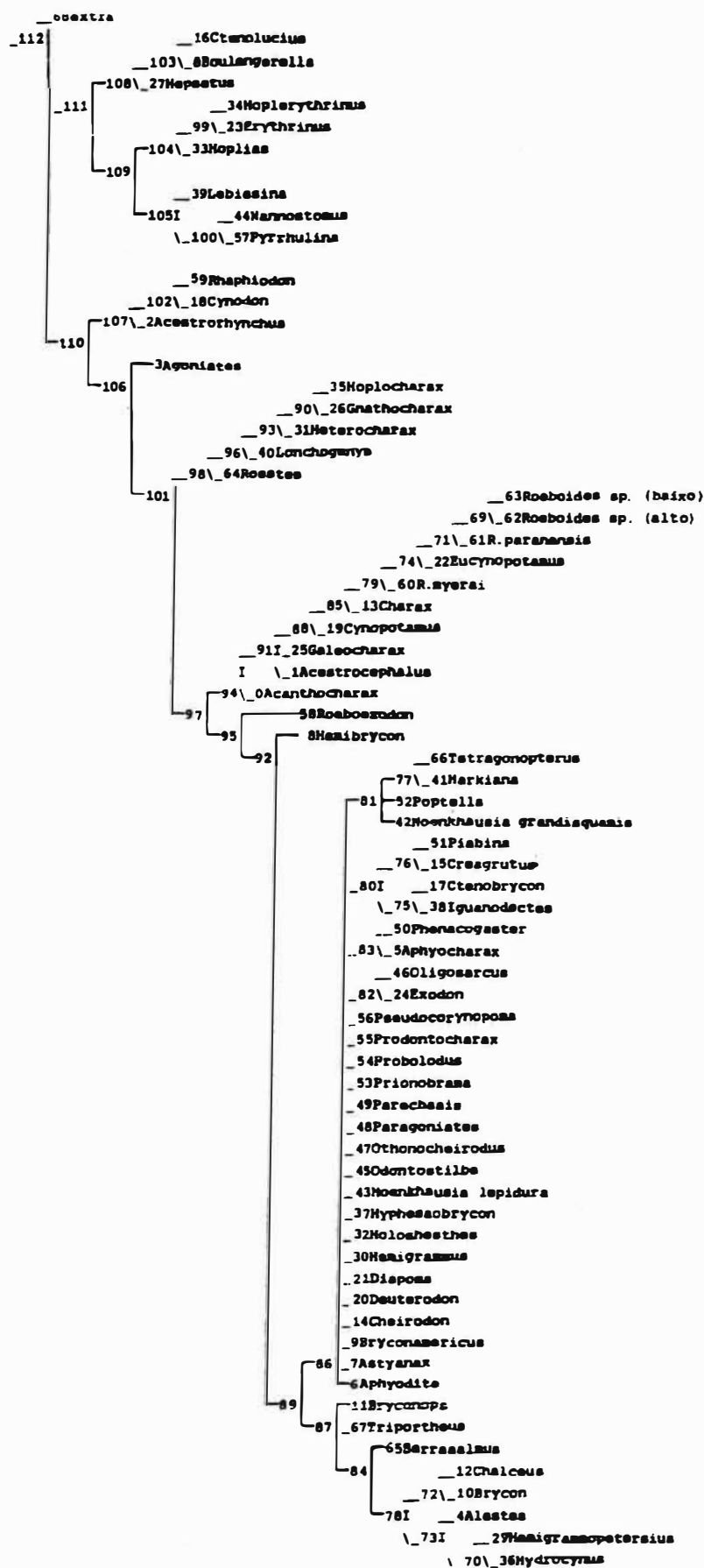
- Figura 1: Representação esquemática dos três gêneros da família Erythrinidae: a) *Hoplias* (*H. malabaricus*: O. DBAV. UERJ 1431; 224 mm CP); b) *Erythrinus* (*E. erythrinus*: MNRJ 15041; 125 mm CP); c) *Hoplerythrinus* (*H. unitaeniatus*: O. DBAV. UERJ 1430; 155 mm CP). Obs.: não estão resguardadas as proporções entre os exemplares.



- Figura 2: Inter-relações filogenéticas dos Characiformes (segundo Buckup, 1991).



- Figura 3: Inter-relações filogenéticas de Characidae (segundo Lucena, 1993).



- Figura 4: Inter-relações filogenéticas suprafamiliares de Lebiasinidae, Hepsetidae, Erythrinidae e Ctenoluciidae (segundo Vari, 1995).

Lebiasinidae

Ctenoluciidae

Ctenolucius

Boulengerella

Pymhulininae

Lebiasininae

Hepsetidae

Erythrinidae

beani

hujeta

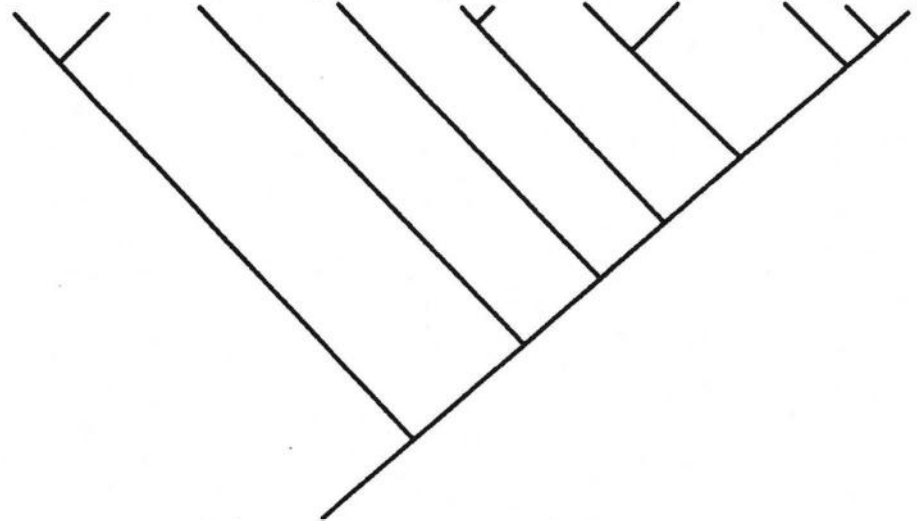
maculata

lateristriga

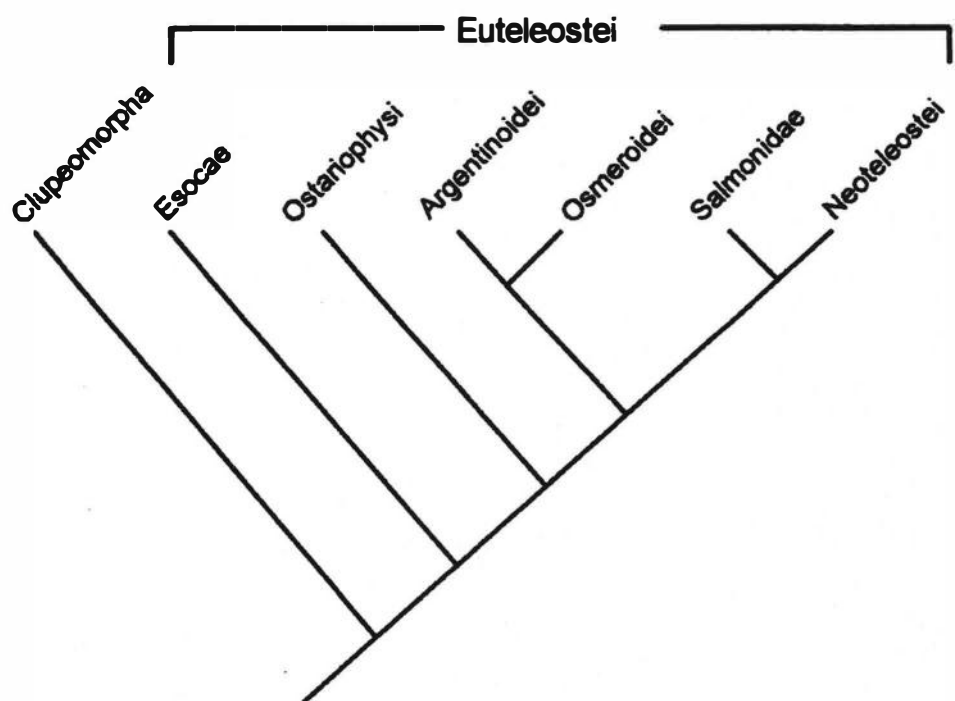
lucius

cuvieri

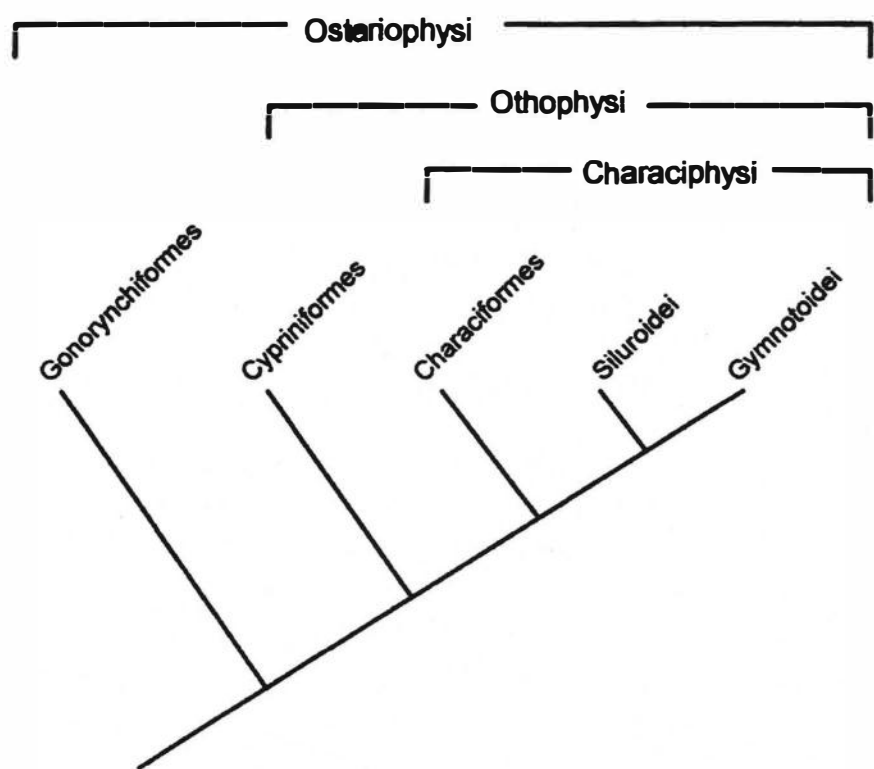
xyrekes



- Figura 5: Posição filogenética dos Ostariophysi dentre os Euteleostei (segundo Lauder & Liem, 1983).

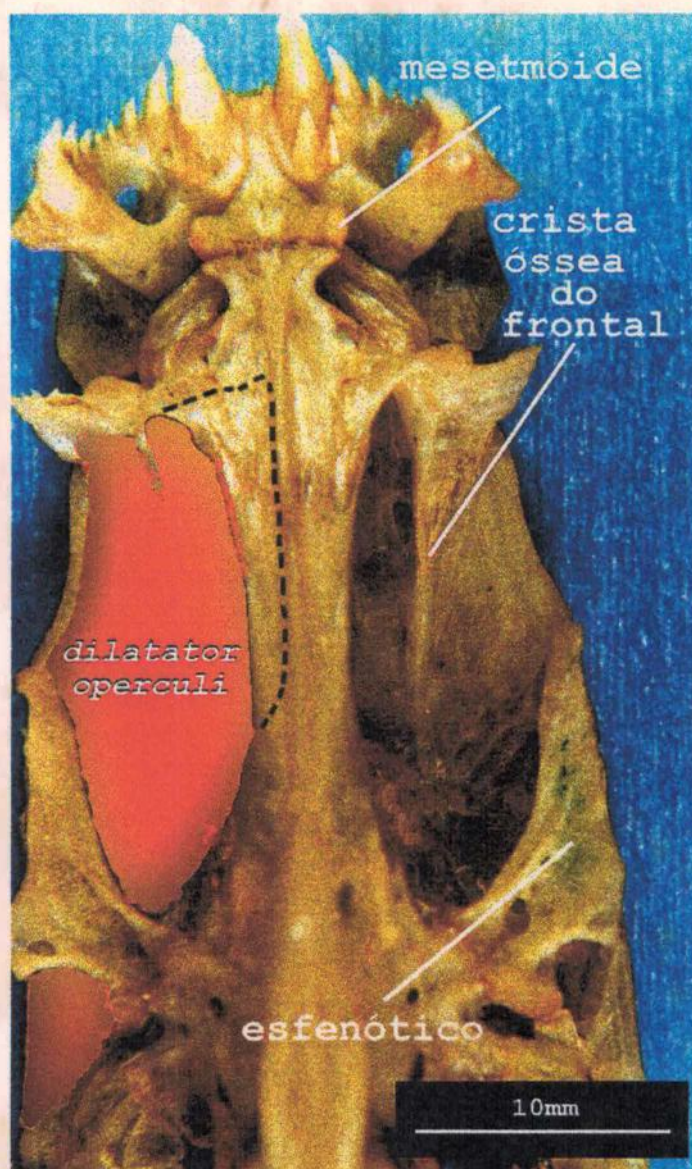


- Figura 6: Posição filogenética dos Characiformes dentre os Ostariophysi (segundo Fink & Fink, 1981).

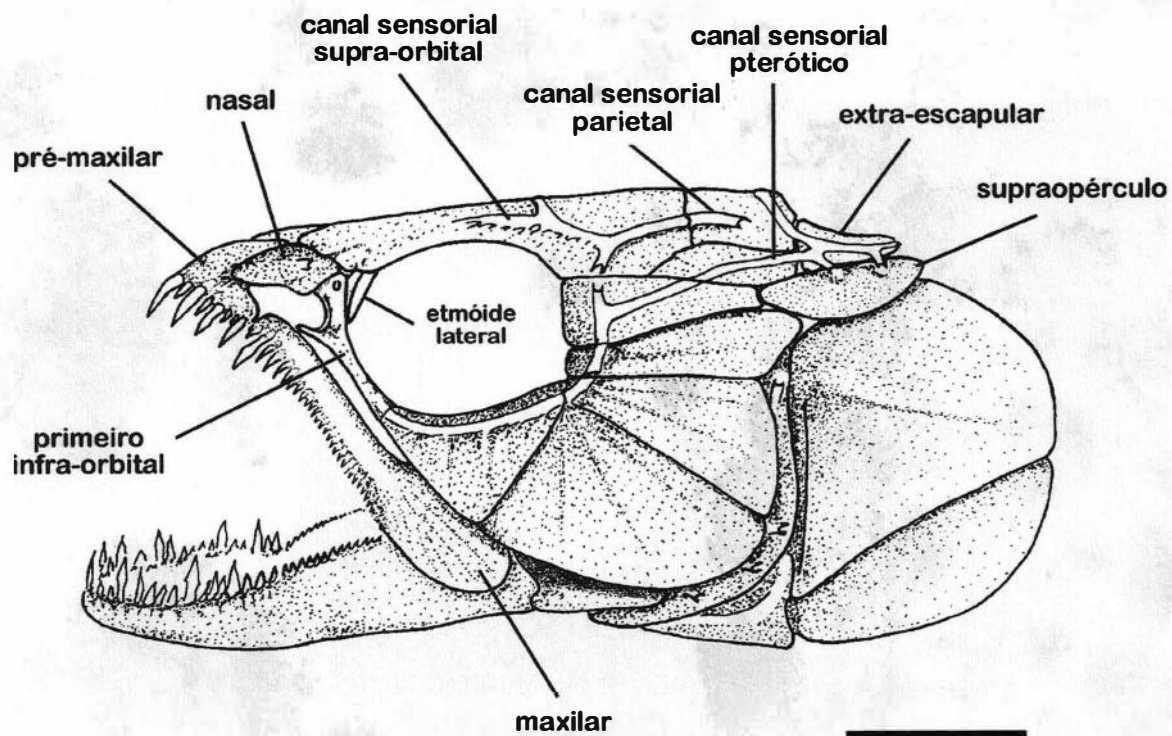


- Figura 7: Vista ventral do neurocrânio de *Hoplias malabaricus* (AO. UERJ. 70), com representação esquemática do músculo *dilatator operculi*. A linha pontilhada delimita a área de origem do músculo *dilatator operculi* sob o vômer e o paresfenóide.

Obs.: representação esquemática do músculo elaborada através do programa para computador "Adobe Photoshop".

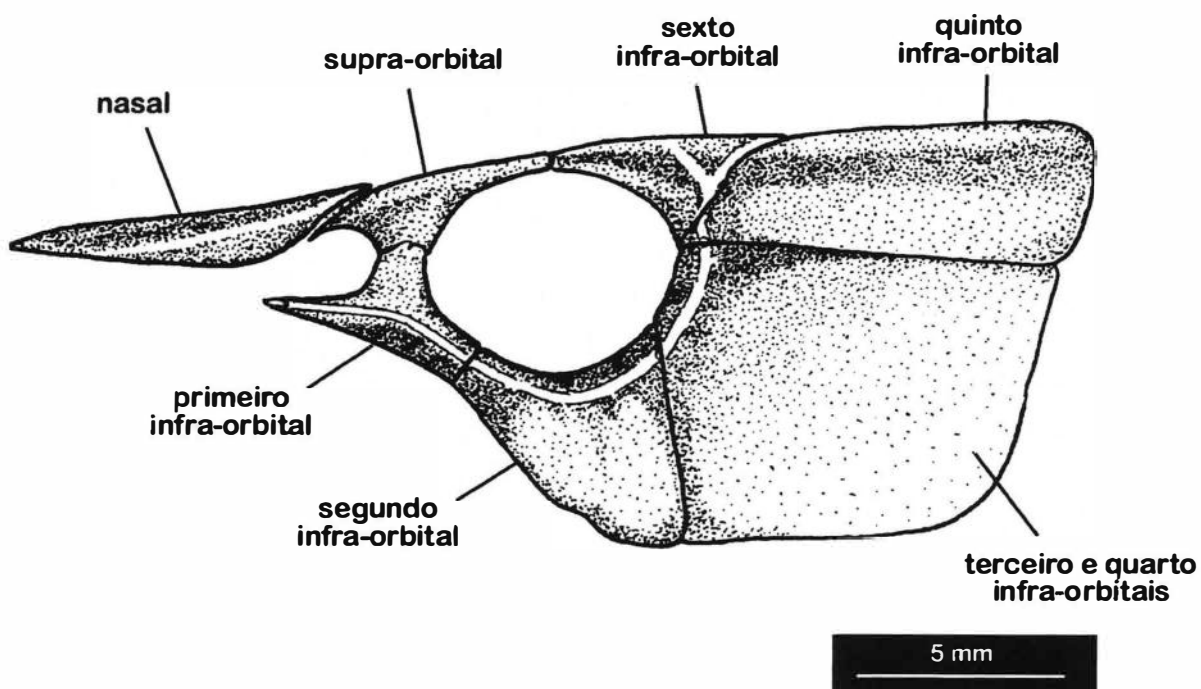


- Figura 8: Crânio de *Hoplias malabaricus* (AO. UERJ 73).



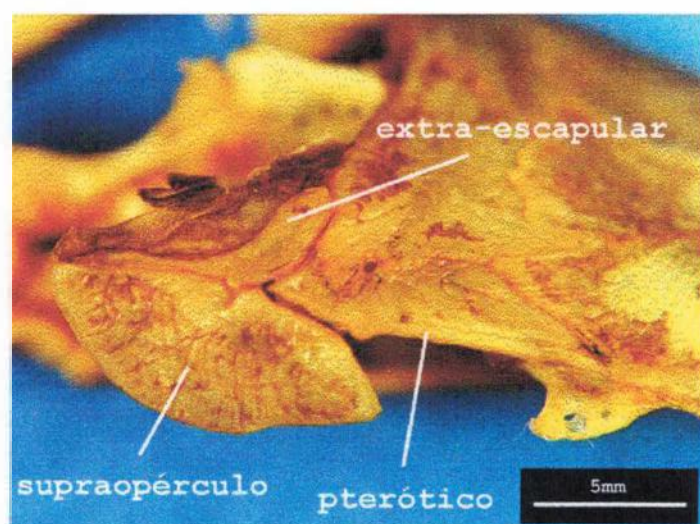
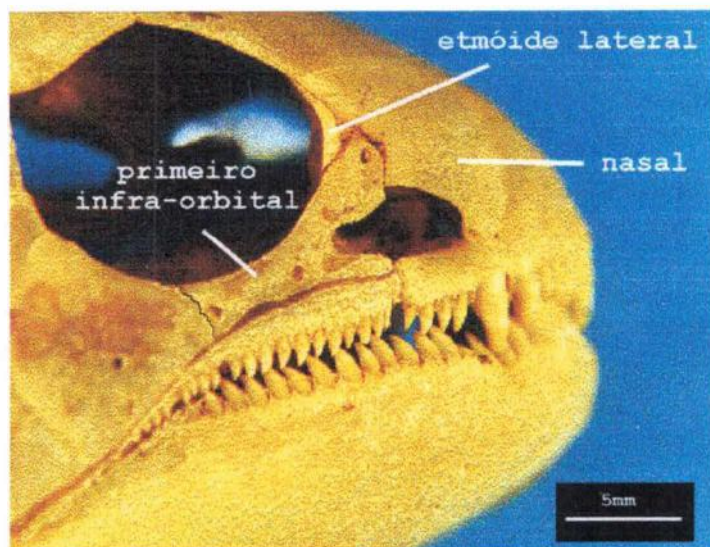
20 mm

- Figura 9: Detalhe da região circum-orbital de *Ctenolucius beani* (MNRJ 14539).

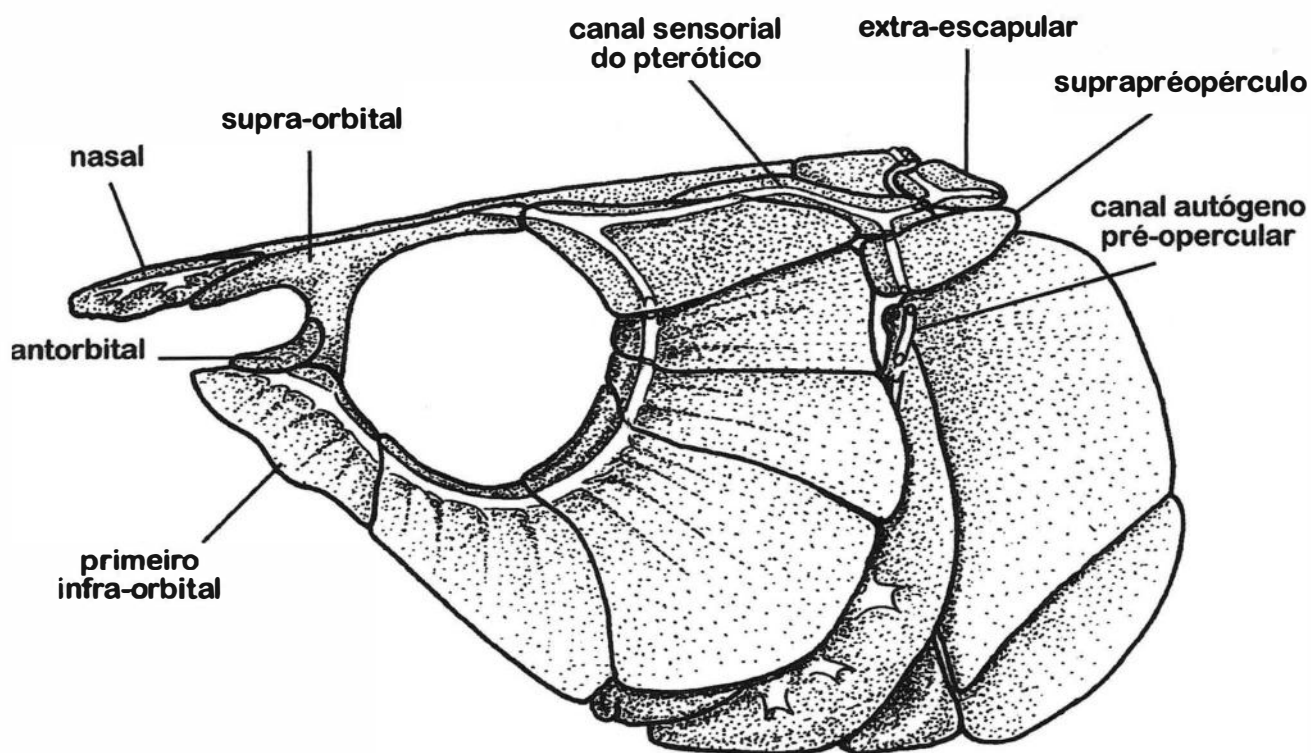


- Figura 10 (acima): Detalhe do crânio de *Hoplerythrinus unitaeniatus* (AO. UERJ 66).

- Figura 11 (abaixo): Detalhe da região posterior direita do crânio de *Hoplias malabaricus* (AO. UERJ 70).



- Figura 12: Detalhe do crânio de *Hepsetus odoe* (MNRJ 13405).



5 mm

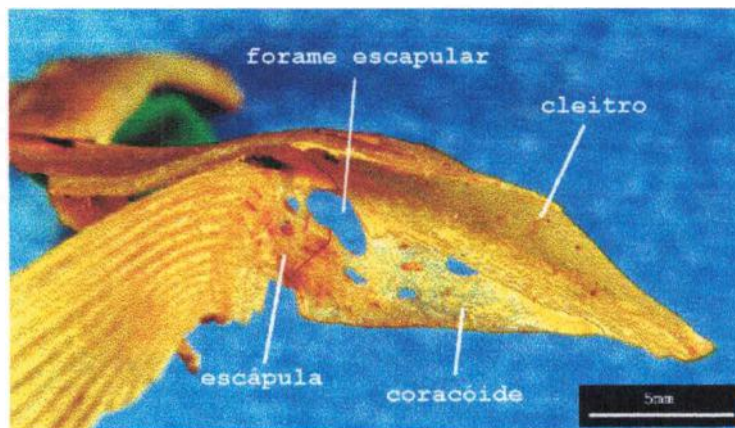
- Figura 13 (esquerda): Detalhe da superfície ventral do esqueleto visceral diafanizado de *Hoplias malabaricus* (D. UERJ 47), mostrando o tegumento da “língua” (em amarelo-âmbar) e as cartilagens duplas da extremidade anterior do basi-hial.

- Figura 14 (direita): Basi-hial de *Hoplias malabaricus* (AO. UERJ 70), em vista ventral. A seta indica o processo laminar dorsal na extremidade anterior desse osso.

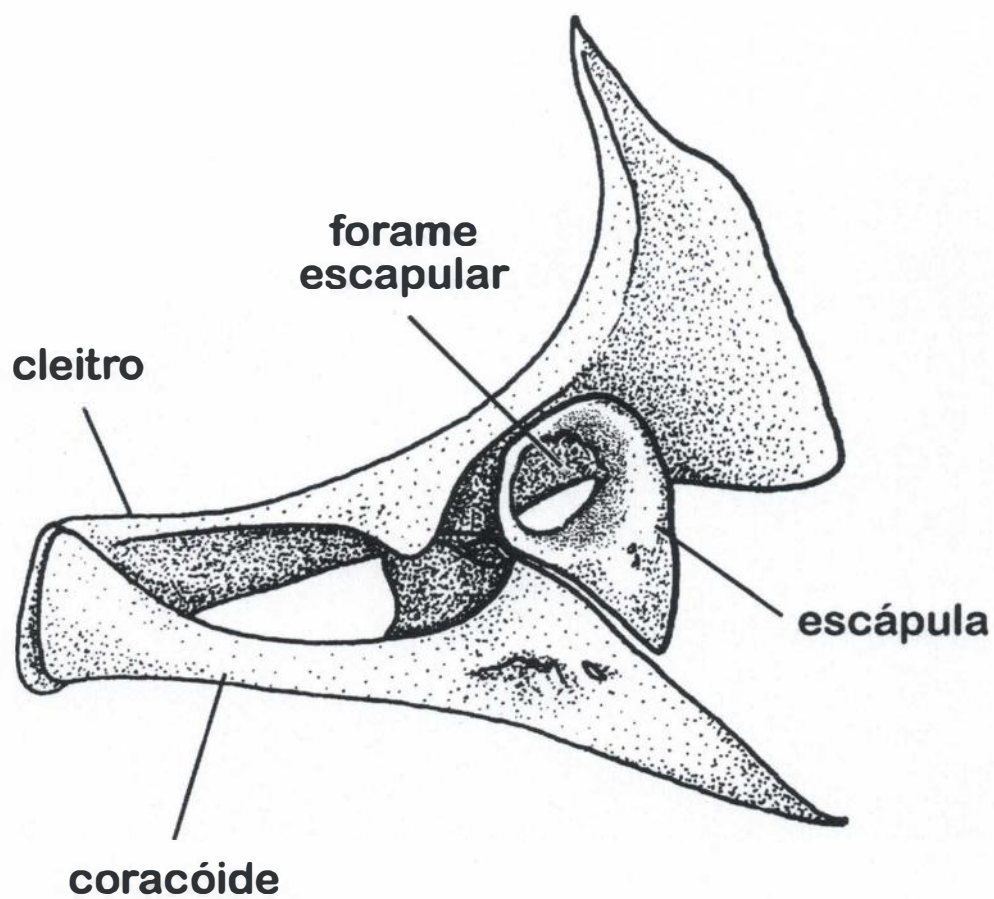


- Figura 15 (acima): Vista ventral da cintura escapular (direita) de *Hoplerythrinus unitaeniatus* (AO. UERJ 68).

- Figura 16 (abaixo): Detalhe da face interna da cintura escapular (direita) de *Hoplias malabaricus* (AO. UERJ 70).

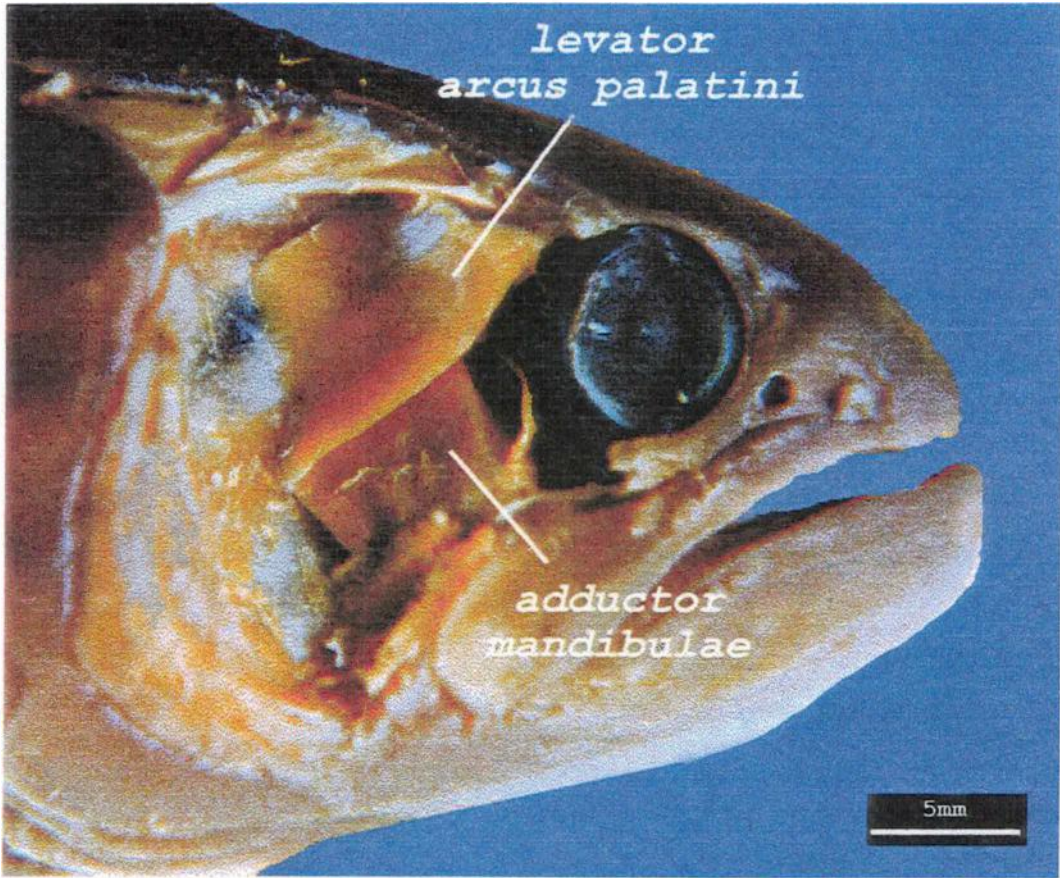


- Figura 17: Vista da face interna da cintura escapular (direita) de *Ctenolucius beani* (MNRJ 14539). O mesocoracóide foi removido para a melhor visualização do forame escapular.

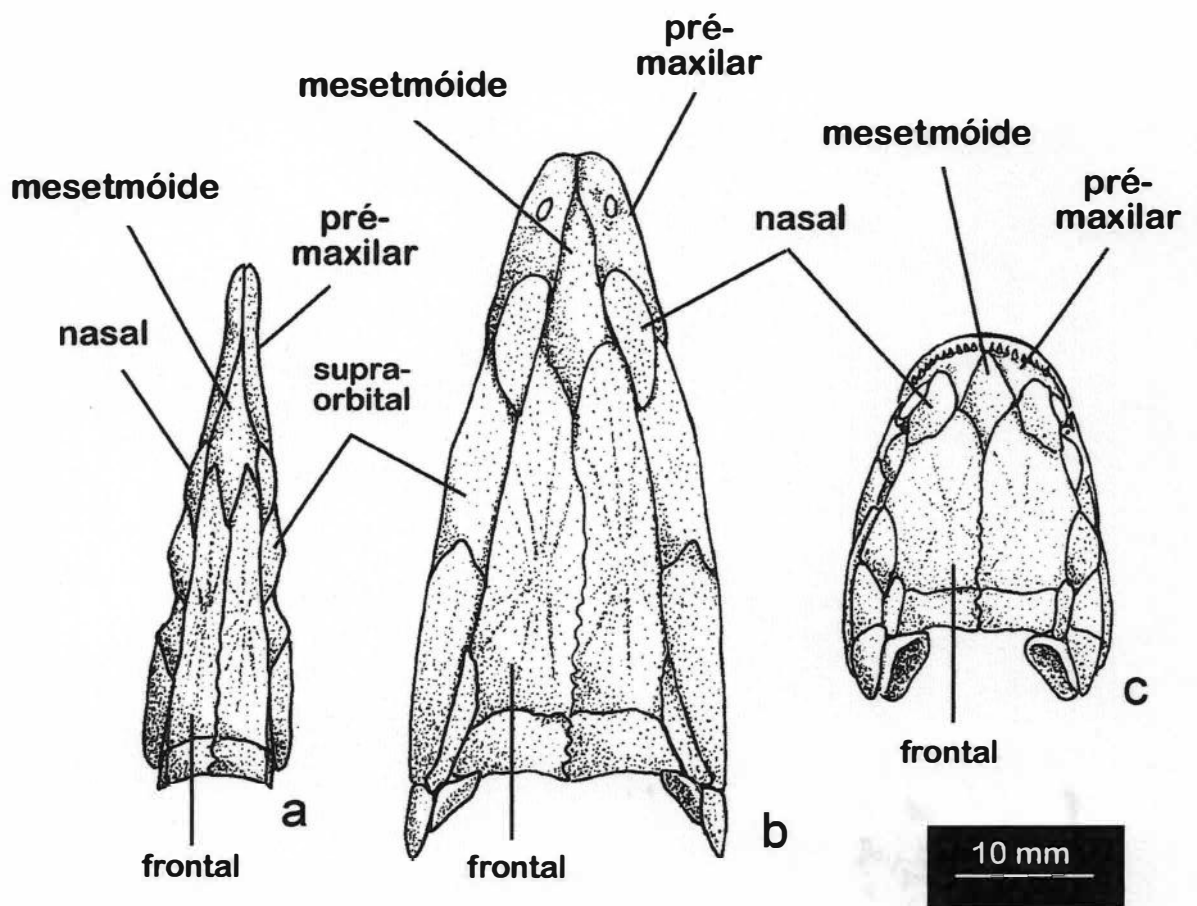


5 mm

- Figura 18: Detalhe da musculatura cefálica de *Hoplerythrinus unitaeniatus* (O. DBAV. UERJ 1430). A série circum-orbital, as divisões externas e a parte externa da divisão interna do músculo *adductor mandibulae* foram removidas.

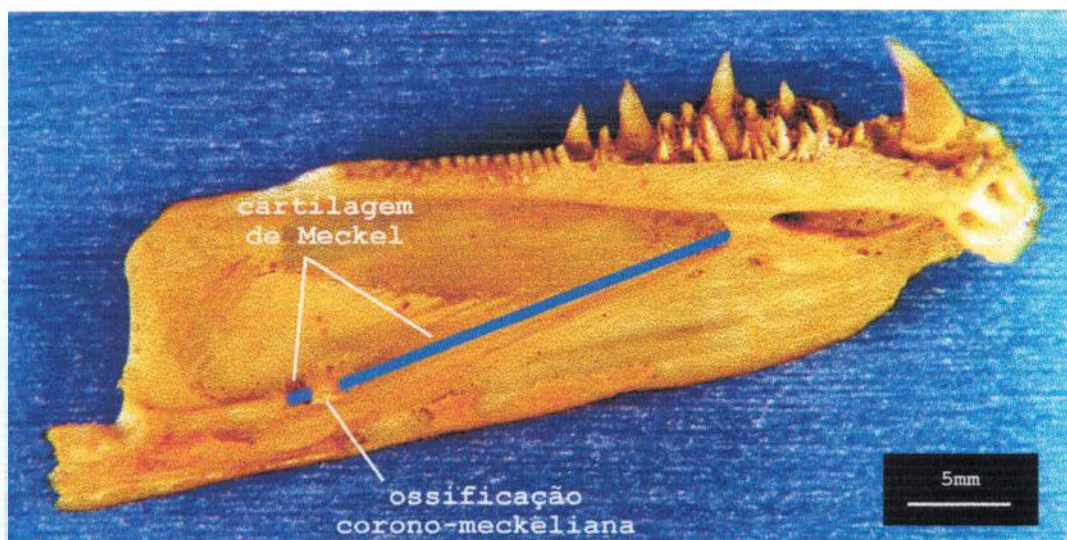


- Figura 19: Vista dorsal do crânio de: a) *Ctenolucius beani* (MNRJ 14540);
b) *Hepsetus odoe* (MNRJ 13404); c) *Erythrinus erythrinus* (MNRJ 15041).



- Figura 20: Vista da face interna do ramo mandibular esquerdo de *Hoplias malabaricus* (AO. UERJ 70), com representação esquemática da cartilagem de Meckel.

Obs.: representação esquemática da cartilagem de Meckel elaborada através do programa para computador "Adobe Photoshop".



8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBERT, S. J. & FINK, W. L. 1996. *Sternopygus xingu*, a new species of electric fish from Brazil (Teleostei; Gymnotoidei) with comments on the phylogenetic position of *Sternopygus*. *Copeia*, 1996(1):85-102.
- ALEXANDER, R. McN. 1964. Adaptations in the skulls and cranial muscles of South American characinoid fish. *J. Linn. Soc., Lond. (Zool.)* **45**:169-190.
- ALEXANDER, R. McN. 1965. Structure and function in the catfish. *J. Zool., Lond.* **148**:88 -152.
- ALLEN, G. R. & FISCHER, W. 1978. Bony fishes-Technical terms. Em: *FAO Species identification sheets for fishery purposes. Western Central Atlantic (Fishing area 31)*. Fisher W. (ed.). **1**, pp.1-2.
- ALVES-GOMES, J. A.; ORTI, G.; HAYGOOD, M.; MEYER, A. & HEILIGENBERG, W. 1995. Phylogenetic analysis of the South American electric fishes (Order Gymnotiformes) and the evolution of their electrogenic system: a synthesis based on morphology, electrophysiology and mitochondrial sequence data. *Mol. Biol. Evol.* **12**:298-318.
- ARRATIA, G. 1987. Description of primitive family Diplomystidae (Siluriformes; Teleostei; Pisces): Morphology, taxonomy and phylogenetic implications. *Bonn. zool. Monogr.* **24**:1-120.
- AZEVEDO, P. & GOMES, A. L. 1943. Contribuição ao estudo da biologia da traíra *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794). *Bolm Ind. anim.* **5**(4):15-64.
- BLEEKER, P. 1859. Enumeratio Specierum Piscium Hucusque in Archipelago Indico Observatarum. *Act. Soc. Sci. Ind. Neerl.* **6**(3): i-xxxvi + 276 pp.
- BLOCH, M. E. 1794. Der malabarische hecht. *Naturgeschichte der Ausländischen Fische.* **8**:149-150.
- BLOCH, M. E. & SCHNEIDER, J. G. 1801. *Systema Ichthyologiae*. Iconibus cx illustratum. Post obitum auctoris opus inchoatum absolvit, correxit, interpolavit, Jo. Gottlob Scheneider, Saxo. Bertolini (ed.); Sumtibus Auctoris Impressum et Bibliopolio Sanderiano Comissum. i-ix+1-584.
- BONAPARTE, C. L. J. L. 1838. Synopsis Vertebratorum Systematis. *Nuov. Ann. Sci. Nat.* **1**(2):105-133.
- BONAPARTE, C. L. J. L. 1846. Catalogo metodico dei pesci Europei. *Atti. Sci. Ital.* **5**:1-95.

- BONAPARTE, C. L. J. L. 1850. Conspectus Systematis Ichthyologiae. *Nuov. Ann. Sci. Nat.* **3** (sér. 6):453-456.
- BROSSEAU, R. A. 1976_a. The pectoral anatomy of selected Ostariophysi. I - The Characiniformes. *J. Morph.* **148**:89-136.
- BROSSEAU, R. A. 1976_b. The pectoral anatomy of selected Ostariophysi II - The Cypriniformes and Siluriformes. *J. Morph.* **150**:79-115.
- BUCKUP, P. A. 1991. *The Characidiinae: A phylogenetic study of the South American darters and their relationships with others characiform fishes*. University of Michigan (Tese de Doutorado). 391 pp.
- BUCKUP, P. A. 1993. The monophyly of the Characidiinae, a neotropical group of characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). *Zool. J. Linn. Soc., Lon.* **108**:225-245.
- BUSSING, W. A. 1987. *Peces de las aguas continentales de Costa Rica*, 1ª ed. Universidad de Costa Rica. 271 pp.
- CARAMASCHI, E. M. P. 1979. *Reprodução e alimentação de **Hoplias malabaricus** (Bloch, 1794), na represa do Rio Pardo (Botucatu, SP) (Osteichthyes; Cypriniformes; Erythrinidae)*. Universidade Federal de São Carlos. (Tese de Doutorado). 144 pp.
- CORRÊA E CASTRO, R. M. 1984. *Osteologia e relações filogenéticas de **Engraulisoma taeniatum** Castro, 1981 (Ostariophysi; Characiformes; Characidae)*. Universidade de São Paulo. (Tese de Mestrado). 143 pp.
- CORRÊA E CASTRO, R. M. & CORRÊA E CASTRO, M. M. 1987. Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces; Ostariophysi). *Bol. Mus. par. Emílio Goeldi, sér. Zool.* **3**(1):25-32.
- CARTER, G. S. & BEADLE, L. C. 1930. Reports of an Expedition to Brazil and Paraguay in 1926-7, supported by the Trustees of the Percy Sladen Memorial Fundation and by the Executive Comittee of the Carnegie Trust for the Universities of Scotland. -The Fauna of the Swamps of the Paraguayan Chaco in relation to its Environment-II. Respiratory adaptations in the fishes. *J. Linn. Soc., Lond. (Zool.)* **37**:1-366.
- CUVIER, G. L. C. F. D. 1817. *Poissons*. Em: *Le Règne Animal, d'après son organization, pour servir de base a L'Histoire Naturelle des animaux et d'introduction a l'anatomie comparée*. **7**:283-284.
- CUVIER, G. L. C. F. D. 1834. *The Animal Kingdom - Class Pisces, by the Baron Cuvier*. Whittaker and Co. Ave Maria Lane. **10**:1-680.

- CUVIER, G. L. F. D. & VALENCIENNES, A. 1846. *Histoire naturelle des poissons*. P. Bertrand. **19**:1-549.
- DAGET, J. 1960. Le genre *Xenocharax* (Poissons, Characiformes). *Revue Zool. Bot. afr.* **61**(1-2):35-48.
- DRIEDZICK, W. R.; PHLEGER, C. F.; FIELDS, J. H. A. & FRENCH, C. 1978. Alterations in energy metabolism associated with the transition from water to air breathing fish. *Can. J. Zool.* **56**:730-735.
- EIGENMANN, C. H. 1912. The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species and relation to the fauna of the plateau to that of the lowlands. *Mem. Carneg. Mus.* **5**(1):xix+578 pp.
- EIGENMAN, C. H. & ALLEN, W. R. 1942. Fishes of Western South America, with a revision of the genus *Orestias*. The University of Kentuck. 493 pp.
- EIGENMANN, C. H. & EIGENMANN, R. S. 1889. A review of the Erythrininae. *Proc. Calif. Acad. Sci.* **2**(2):100 -117.
- ESCHMEYER, W. N., 1990. *Catalogue of the Genera of Recent Fishes*. Calif. Acad. Sci. 197 pp.
- FARREL, A. P. & RANDALL, D. J., 1978. Air-breathing mechanics in two amazonian teleosts, *Arapaima gigans* and *Hoplerythrinus unitaeniatus*. *Can. J. Zool.* **56**:939 -945.
- FERNANDES, M. N.; RANTIN, F. T. 1985. Gill morphometry of the teleost *Hoplias malabaricus* (Bloch). *Bol. Fisiol. Anim.* **9**: 57-65.
- FERNANDES, M. N.; RANTIN, F. T.; KALINI, A. L. & MORON, S. E. 1994. Comparative study of gill dimension of three erythrinid species in relation to their respiratory function. *Can. J. Zool.* **72**(1):123-131.
- FINK L. W. & FINK S. V. 1981. Interrelationships of the ostariophysean teleost fishes. *Zool. J. Linn. Soc., Lon.* **72**:31-39.
- FINK, W. L. & WEITZMAN, S. H. 1982. Relationships of the stomiiform fishes (Teleostei) with a description of *Diplophos*. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* **150**:31-93.
- FITZINGER, L. J., 1873. Versuch einer natürlichen classification der fische. *Sber. Akad. Wiss. Wien.* **67**(pt.1):1-160.

- FOWLER, H. W. 1945. *Los peces del Peru. Catálogo sistematico de los peces que habitam en aguas peruanas*. Museo de Historia Natural "Javier Prado", Universidad Mayor de San Marcos. 234 pp.
- FOWLER, H. W. 1950. Os peixes de água doce do Brasil (2ª entrega). *Arq. Zool. Est. São Paulo*. **6**:205-404.
- FOWLER, H. W. 1958. Some new taxonomic names of fishlike vertebrates. *Notul. Nat. (Academy of Natural Sciences of Philadelphia)* **310**:1-16.
- FOWLER, H. J. 1975. A Catalog of World Fishes (XXIII). *Q. J. Taiwan Mus.* **28**(3-4):227-401.
- GÉRY, J. 1963. Essai sur les affinités phylogénétiques des *Agoniates* et l'origine des Characidae, à propos de la description d'une forme nouvelle de l'Amazonie péruvienne: *Agoniates ladigesii*. *Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.* **60**:265-284.
- GÉRY, J. 1972. Remarques sur quelques poissons characoides de la Colombia et de L'Equateur, avec description d'une nouvelle specie de *Pseudochalceus*. *Revue suisse Zool.* **31**(2):931-945.
- GÉRY, J. 1977. *Characoids of the world*. TFH publ. Inc. 672 pp.
- GÉRY, J.; MANHERT, V. & DOUHY, C. 1987. Poissons Characoides non Characidae du Paraguay (Pisces; Ostariophysi). *Revue suisse Zool.* **94**(2):357-464.
- GILL, T. N. 1858. Synopsis of the freshwater fishes of western portion of the Island of Trinidad. *W. I. Ann. Lyceum Nat. Hist.* **6**(10-13):363-431.
- GILL, T. N. 1895. The differential characters of the characinoid and erythrinoid fishes. *Proc. U.S. nat. Mus.* **18**(1056):205-209.
- GILL, T. N. 1903. A new name (*Hoplias*) for the genus *Macrodon* of Müller. *Proc. biol. Soc. Wash.* **16**:49-52.
- GODOY, M. P. 1970. Estudos osteológicos da traíra *Hoplias malabaricus malabaricus* (Bloch, 1794) (Pisces; Cypriniformes; Erythrinidae). *Revta. bras. Biol.* **30**(3): 447-460.
- GOSLINE, W. A. 1973. *Functional Morphology and Classification of Teleostean Fishes*. The University press of Awaii. i-ix+208 pp.
- GOSLINE, W. A. 1989. Two patterns of differentiation in the jaw musculature of teleostean fishes. *J. Zool., Lond.* **218**:649-661.

- GRAHAM, J. B.; KRAMER, D. L. & PINEDA, E. 1978. Comparative respiration of an air-breathing and a non-air-breathing characoid fish and the evolution of the aerial respiration in characins. *Physiol. Zool.* **51**(3):279-288.
- GREENWOOD, P. H.; ROSEN, D. E.; WEITZMAN, S. H. & MYERS, G. S. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.* **131**(4):339-456.
- GREGORY, W. K. 1933. Fish Skulls: A study of the evolution of natural mechanisms. *Trans. Am. phil. Soc.* **23** (2):72-481.
- GREGORY, W. K. & CONRAD, G. M. 1938. The phylogeny of the characin fishes. *Zoologica* **23**:319-360.
- GRONOW, L. T. 1763. *Catalogue of the fish collected and described by Lawrence Theodore Gronow, now in the British Museum*. Edited from the manuscript by Albert Günther, 1854. 196 pp.
- GÜNTHER, A. 1864. *Catalogue of the fishes in the British Museum of Natural History. Catalogue of Physostomi, containing the families Siluridae, Characinidae, Haplochitonidae, Sternopichidae, Scopelidae, Stomiatidae in the Collection of the British Museum of Natural History; (2^a ed.)*. Printed by Taylor and Francis. **5**:i-xxii+1- 455.
- GÜNTHER, A. C. L. G. 1880. *An introduction to the study of the fishes*. R. & R. Clark (ed.). 702 pp.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Urbana: University of Illinois Press. 263 pp.
- HOCHACHKA, P. W.; GUPPY, M.; GUDERLEY, H, E.; STOREY, K. B. & HULBERT, W. C. 1978. Metabolic biochemistry of water vs. air breathing fishes: muscles, enzymes and ultrastructure. *Can. J. Zool.* **56**:736-750.
- HOEDEMAN, J. J. 1950. A new Characid-Erythrinine fish (*Pseuderythrinus rosapinnis* gen. et sp. nov.). *The Ams. Nat.* **1**(3):79-91.
- HOEDEMAN, J. J. 1954. Notes on the ichthyology of Surinam (Dutch Guiana): 3: A new species and two new subspecies of Nannostomidi from Surinam River. *Beaufortia, Zool. Mus. Amsterdam, Ser. Misc. Publ. Zool. Mus.* **4**(39):81-89.
- HOWES, G. J. 1976. The cranial musculature and taxonomy of characoid fishes of the tribe Cynodontini and Characini. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* **29**(4):203-248.
- HOWES, G. J. 1980. The anatomy, phylogeny and classification of bairilline cyprinid fishes. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* **37**(3):129-198.

- HOWES, G. J. 1985. Cranial muscles of gonorynchiform fishes, with comments on generic relationships. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* **49**(2):273-303.
- HULBERT, W. C.; MOON, T. W. & HOCHACHKA, P. W. 1978. The Erythrinid gill: correlations of structure, function and metabolism. *Can. J. Zool.* **56**:814-819.
- JOHANSEN, K.; MAGNUM, C. P. & LIKKEBOE, G. 1978. Respiratory properties of the blood of amazon fishes. *Can. J. Zool.* **56**:736-750.
- JONGH, B. O. 1991. Reexamination of the holotype of *Pseuderythrinus rosapinnis* Hoedeman, 1950, a synonym of *Hoplerythrinus unitaeniatus* Agassiz, 1829 (Pisces; Characiformes; Erythrinidae). *Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam (Zool.)* **13**(5):57-62.
- JORDAN, D. S. 1923. A classification of fishes - Including Families and Genera as far as known. *Stanf. Univ. Publs (University Series - Biological Sciences)*. **3**(2):1-243.
- KALINI, A. L.; RANTIN, F. T.; GLASS, M. L. & FERNANDES, M. N. 1991. Dependence on body weight of respiratory functions in an erythrinid fish, *Hoplias malabaricus* (Bloch). Em: *Abstracts of international symposium: the vertebrate gas transport cascade: adaptations, environment and mode of life* (10-15/09/1991; São Sebastião, São Paulo, Brasil). 23 pp.
- KNÖPPEL, H. A. 1970. A food of Central Amazonian fishes. Contribution to the nutrient-ecology of Amazonian Rain-Forest-Streams. *Amazoniana* **2**:257-352.
- KRAMER, D. L. 1978. Ventilation of the respiratory gas bladder in *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Pisces; Characoidei; Erythrinidae). *Can. J. Zool.* **56**: 931-938.
- LATREILLE, M. 1825. *Familles naturelles du Regne Animal, exposées succinctement et dans un ordre analytique, avec l'indication de leurs genres*. J. B. Bailliére, Libraire Imprimière de J. Tastu. 570 pp.
- LAUDER, G. V. 1979. Feeding mechanics in primitive teleosts and in the Halecomorph fish *Amia calva*. *J. Zool., Lon.* **187**:543-578.
- LAUDER, G. V. 1981. Intraespecific functional repertoires in the feeding mechanism of the characoids fishes *Lebiasina*, *Hoplias* and *Chalceus*. *Copeia* 1981(1):154-168.

- LAUDER, G. V. & LIEM, K. F. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* **150**(3):94-197.
- LUCENA, L. C. S. 1985. *Revisão e redefinição do gênero neotropical Charax Scopoli, 1777, com a descrição de quatro espécies novas. (Pisces; Characiformes; Characidae)*. PUC-RS. (Tese de Mestrado). 240 pp.
- LUCENA, L. C. S. 1993. *Estudo filogenético da família Characidae, com uma discussão dos grupos naturais propostos (Teleostei; Ostariophysi; Characiformes)*. Universidade de São Paulo (Tese de Doutorado). 158 pp.
- LUNDBERG, J. G. 1982. The comparative anatomy of the toothless blindcat *Trogloglanis pattersoni* Eigenmann, with a phylogenetic analysis of the ictalurid catfishes. *Misc. Publs Mus. Zool. Univ. Mich.* No.163:1-85.
- LUNDBERG, J. G. & MAGO-LECCIA, F. 1986. A review of *Rhabdolichops* (Gymnotiformes, Sternopygidae), a genus of south american freshwater fishes, with descriptions of four new species. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.* **138**(1):53-85.
- MACHADO-ALLISON, A. 1983. Estudios sobre la sistematica de la subfamilia Serrasalminae (Teleostei; Characidae) Parte II. Discussion sobre la condicion monofiletica de la subfamilia. *Acta biol. venez.* **11**(4):145 -195.
- MACHADO-ALLISON, A. 1986. Osteologia comparada del neurocráneo y branquinocráneo en los géneros de la subfamilia Serrasalminae (Teleostei; Characidae). *Suplemento Acta biol. venez.* **12**(2):1-73.
- MADDISON, W. P.; DONOGHUE, M. J. & MADDISON, D. R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Sys. Zool.* **33**:83-103.
- MAGALHÃES, A. C., 1931. *Monographia Brasileira de Peixes Fluviaes*. Graphicards - Romiti, Lanzara & Zanin. 260 pp.
- MAGO-LECCIA, F. 1978. Los peces de la familia Sternopygidae de Venezuela, incluyendo una descripción de la osteologia de *Eigenmania virescens* y una nueva definicion y clasificación del orden Gymnotiformes. *Acta cient. venez.* **29** (suplemento No. 1):1-89.
- MAGO-LECCIA, F. 1994. *Electric fishes of the Continental water of America*. Biblioteca de La Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas e Naturales, FUDECI. **29**:1-215.
- MATKOVIC, M. & PISANÓ, A. 1989a. Estudio macro y microscopico del desarrollo de *Hoplias m. malabaricus* (Pisces; Erythrinidae) I: Fase larval. *Revta. bras. Biol.* **49**(2):553-569.

- MATKOVIC, M. & PISANÓ, A. 1989. Estudio macro y microscopico del desarrollo de *Hoplias m. malabaricus* (Pisces; Erythrinidae) II: Fase postlarval. *Revta. bras. Biol.* **49**(2):571-582.
- MAYDEN, R. L. 1989. Phylogenetic studies of North American minnows, with emphasis on the genus *Cyprinella* (Teleostei, Cypriniformes). *Univ. Kans. Publs Mus. nat. Hist.* No. 80:1-189.
- MENEZES, N. A. 1969. Systematics and evolution of the tribe Acestrorhynchini (Pisces; Characidae). *Arq. Zool. S. Paulo* **18**(1/2):1-150.
- MENEZES, N. A. 1976. On the Cynopotaminae, a new subfamily of Characidae (Osteichthyes; Ostariophysi; Characoidei). *Arq. Zool. S. Paulo* **28**(2):1-91.
- MENEZES, N. A. 1988. Implications of the distribution patterns of the species of *Oligosarcus* (Teleostei, Characidae) from central southern South America, pp. 295-342. Em: *Proceedings Workshop of a neotropical distribution patterns*. Vanzolini, P. E. & Heyer, W. R. (eds.). *Acad. Bras. Ciênc.* 488 pp.
- MENIN, E. & MIMURA, O. M. 1991. Anatomia funcional da cavidade bucofaringeana de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Characiformes; Erythrinidae). *Revta Ceres* **38**(217):240-255.
- MIRANDA-RIBEIRO, A. de, 1908. Peixes da Ribeira, resultados da excursão do sr. Ricardo Krone, membro correspondente do Museu Nacional do Rio de Janeiro. *Kosmos* **5** (2):5 pp.
- MORAES, G.; OLIVEIRA, M. A. & RANTIN, F. T. 1996. The metabolic pattern changes of *Hoplias malabaricus* from normoxia to hypoxia conditions. *Revta bras. Biol.* **56**(2):191-196.
- NELSON, J. S. 1976. *Fishes of the World* - 2ª edição. John Wiley & Sons, inc. ed. 416 pp.
- NELSON, J. S. 1994. *Fishes of the World* - 3ª edição. John Wiley & Sons, inc. ed. 600 pp.
- OYAKAWA, O. T. 1990. *Revisão sistemática das espécies do gênero Hoplias (grupo Lacerdae) da Amazônia brasileira e região leste do Brasil (Teleostei, Erythrinidae)*. Universidade de São Paulo (Tese de Mestrado). 110 pp.
- PAIVA, M. P. 1972. *Fisioecologia da traíra, Hoplias malabaricus (Bloch, 1794), no Nordeste brasileiro. Crescimento, resistência à salinidade, alimentação e reprodução*. Universidade Federal do Ceará / Universidade de São Paulo (Tese de Doutorado). 142 pp.

- PELLEGRIN, J. 1907. Characinidés américains nouveaux de la collection du Muséum d' Histoire Naturelle de Paris. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris* **13**(1):25-27.
- PINNA, M. C. C. 1993. *Higer-level phylogeny of Siluriformes, with a new classification of the order (Teleostei: Ostariophysi)*. The City University of New York (PhD Thesis). 482 pp.
- RANTIN, T. F.; GLASS, M. G.; KALINI, A. L.; VERZOLA, R. M. M. & FERNANDES, M. N. 1993. Cardio-respiratory responses in two ecologically distinct erythrinids (*Hoplias malabaricus* e *Hoplias lacerdae*) exposed to graded environmental hypoxia. *Environ. Biol. Fishes* **36**:93-97.
- RANTIN, T. F. & JOHANSEN, K. 1984. Responses of the teleosts *Hoplias malabaricus* to hypoxia. *Environ. Biol. Fishes* **11**:221-228.
- RANTIN, F. T.; KALINI, A. L.; GLASS, M. G. & FERNANDES, M. N. 1992. Respiratory responses to hypoxia in relation to mode of life of two erythrinid species (*Hoplias malabaricus* and *Hoplias lacerdae*). *J. Fish. Biol.* **41**:805-812.
- REGAN, C. T. 1911. The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi -1: Cyprinoidea. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 8, **8**:13-32.
- RICHARDSON, J. 1856. Ichthyology. *Encyclopaedia Britannica*, 8^a ed. vol. **12**.
- ROBERTS, T. R. 1967. Tooth function and replacement in characoid fishes. *Stanford ichthyol. Bull.* **8**:251-259.
- ROBERTS, T. R. 1969. Osteology and relationships of characoid fishes, particulary the genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenolucius*, and *Acestrorhynchus*. *Proc. Calif. Acad. Sci.* **4**(36):391-500.
- ROBERTS, T. R. 1974. Osteology and classification of the neotropical characoid fishes of the families Hemiodontidae (including Anodontinae) and Parodontidae. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* **146**(9):411-472.
- ROWNTREE, W. S. 1903. On some poits in the visceral anatomy of the Characinidae, with an enquiry into the relations of the *ductus pneumaticus* in the Physostomi generally. *Trans. Linn. Soc. Lond.* **2**(9):47-81.
- SAGEMEHL, M., 1885. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische, III: Das cranium der Characidien nebst allgemeinen Bemerkungen über die miteinem Weber'schen Apparat versehenen Physostomenfamilien. *Morph. Jb.* **10**:1-119.

- SANTOS, G. M.; JEGU, M. & MERONA, B. 1984. *Catálogo de peixes comerciais do Baixo Rio Tocantins (1^a ed.)*. Projeto Tucuruí-Eletronorte/INPA/CNpQ. 84 pp.
- SAUL, W. G. 1975. An ecological study of fishes at site in Upper Amazonian Ecuador. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.* **127**:93-124.
- SCHULTZ, L. P. 1966. *Pseudochalceus kyburzi*, a new characid fish from Colombia. *Ichtiologica* **37**(1):24-30.
- SCOPOLI, G. A. 1777. *Introductio ad historiam naturalem sistens genera lapidum, plantarum et animalium hactenus detecta, caracteribus essentialibus donata, in tribus divisa, subinde ad leges naturae*. i-x+506 pp.
- SPIX, J. B. VON & AGASSIZ, L. R. 1829. *Selecta Genera et Species Piscium quos in itinere per Brasiliam annis 1817-1820, jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. College et pingendos curavit, Dr. J.B. de Spix. Monachii, C. Wolf.* xvi+138 pp.
- STARKS, E. C. 1930. The primary shoulder girdle of the bony fishes. *Stanf. Univ. Publs Univ. Ser. Biol. Sci.* **6**:149-239.
- SWAINSON, W. 1839. *The Natural History and Classification of Fishes, Amphibians and Reptiles, or Monocardian Animals.* **2**:238 pp.
- SWOFFORD, D. L. & MADDISON, W. P. 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner Parsimony. *Math. Biosci.* **87**:199 -229.
- TAPHORN, D. C. 1992. *The Characiformes fishes of the Apure river drainage, Venezuela*. Biollania - Edición Especial, No.4. Monografías Científicas del Museo de Ciencias Naturales - UNELLEZ. 537 pp.
- TAYLOR, W. R. & VAN DYKE, G. C. 1985. Revised procedure for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybiurn* **9**(2):107-119.
- TRIQUES, M. L. 1993. Filogenia dos gêneros de Gymnotiformes (Actinopterygii; Ostariophysi), com base em caracteres esqueléticos. *Comun. Mus. Ciênc. PUCRS, sér. zool.* **6**:85-130.
- UJ, A. 1990. *Etude comparative de L'osteologie cranienne des poissons de la famille des Characidae et son importance phylogenetique*. L'Université de Genève (Tese de Doutorado). (sem paginação).
- WEITZMAN, S. H. 1954. The osteology and relationships of the South American characid fishes of the subfamily Gasteropelecinae. *Stanford ichtyol. Bull.* **4**(4):213-262.

- WEITZMAN, S. H. 1960. Further notes on the relationships and classification of the South American characid fishes of the subfamily Gasteropelecinae. *Stanford Ichtyol. Bull.* **7**(4):217-239.
- WEITZMAN, S. H. 1962. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyol. Bull.* **8**(1):1-80.
- WEITZMAN, S. H. 1964. Osteology and relationships of South American characid fishes of subfamilies Lebiasininae and Erythrininae with special reference to subtribe Nannostomina. *Proc. U. S. natn. Mus.* **116**(3499):127-170.
- WEITZMAN, S. H. 1974. Osteology and evolutionary relationships of the Sternopichidae, with a new classification of stomatoid fishes. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.* **153**(3):329-478.
- WEITZMAN, S. H. & FINK, W. L. 1983. Relationships of the neon tetras, a group of South American freshwater fishes (Teleostei, Characidae), with comments on the phylogeny of new world characiforms. *Bull. Mus. comp. Zool.* **150**(6):339-395.
- WILMER, E. M. N. 1934. Some observations on respiration of certain tropical fresh water fishes. *J. exp. Biol.* **11**:283-306.
- WINTERBOTTOM, R. 1974. A descriptive synonymy of the striated muscles of Teleostei. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.* **125**(12):225-317.
- VARI, R. P. 1979. Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). *Bull. Br. Mus. nat. Hist.* **36**(2):261-344.
- VARI, R. P. 1995. The Neotropical fish family Ctenoluciidae (Teleostei; Ostariophysi; Characiformes): supra and intrafamilial phylogenetic relationships, with a revisionary study. *Smithson. Contr. Zool.* No. 564:1-97.